N° d'ordre 49

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE BORDEAUX

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

R. CASTAN

1re THÈSE. — Sur le rôle des hormones animales et végétales dans le développement et l'organogénèse des plantes vasculaires : les « organisateurs » végétaux.

2e THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 12 MARS 1940 **1940, devant la Commission d'examen**

MM. DANGEARD..... *Président.*

GENEVOIS..... } *Examinateurs.*
AVEL..... }
CHOUARD..... }

PARIS
LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT
4, RUE DANTE, 4
—
1940

N° d'ordre 49

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE BORDEAUX

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

R. CASTAN

1re **THÈSE.** — **Sur le rôle des hormones animales et végétales dans le développement et l'organogénèse des plantes vasculaires : les « organisateurs » végétaux.**

2e **THÈSE.** — **Propositions données par la Faculté.**

Soutenues le **1940, devant la Commission d'examen**

MM. DANGEARD..... *Président.*
GENEVOIS..... } *Examinateurs.*
AVEL..... }
CHOUARD..... }

PARIS
LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT
4, RUE DANTE, 4
—
1940

UNIVERSITÉ DE BORDEAUX

FACULTÉ DES SCIENCES

	MM.	
Doyen	MERCIER	Physique générale.
Doyens honoraires	PICARD	Astronomie.
	DUPONT	Professeur à la Faculté des Sciences de Paris.
	CHAINE	Anatomie comparée et Embryogénie.
Professeurs honoraires	BÉNARD.	
	BOUNHIOL.	
	DAURE	Recteur de l'Académie de Caen.
	DEVAUX.	
	DUPONT.	
	GUINCHANT.	
	PICARD.	
	RICHARD.	
	CHAINE.	
Professeurs	TROUSSET	Mécanique rationnelle.
	MERCIER	Physique générale.
	FEYTAUD	Zoologie et Physiologie animale.
	DAGUIN	Géologie et Minéralogie.
	DANGEARD	Botanique.
	GENEVOIS	Physiologie végétale et Chimie biologique.
	MILLOUX	Calcul infinitésimal et Analyse supérieure.
	TRUCHET	Chimie organique.
	QUELET	Chimie minérale et Chimie physique.
	BRUS	Chimie.
	BRELOT	Mathématiques générales.
	AVEL	Anatomie comparée et Embryogénie.
	KASTLER	Physique expérimentale.
Maîtres de Conférences honoraires	MANVILLE.	
	ARRIVAULT.	
Maîtres de Conférences.	GLANGEAUD	Minéralogie.
	ROUSSET	Physique.
	DUFRÉNOY	Botanique.
	WEIL	Zoologie.
Maître de Conférences-adjoint	DE PUYMALY.	
Secrétaire	ARTIGUELONG.	

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

A MON PÈRE — A MA MÈRE

Bien faible témoignage de reconnaissance filiale.

A MA SŒUR

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41536523_0091

A MON MAITRE

Monsieur le Professeur P. CHOUARD
Professeur au Conservatoire National des Arts-et-Métiers.
Respectueux hommage d'admiration et de profonde reconnaissance.

A MON MAITRE

Monsieur le Professeur J. DUFRÉNOY
Maître de Conférences à la Faculté des Sciences de Bordeaux.
Respectueux hommage de gratitude.

A Monsieur le Professeur R. FABRE.

Professeur de Physiologie à la Faculté de Médecine de Bordeaux

Témoignage de reconnaissance.

A MES PARENTS ET AMIS.

SUR LE ROLE DES HORMONES ANIMALES ET VÉGÉTALES DANS LE DÉVELOPPEMENT ET L'ORGANOGÉNÈSE DES PLANTES VASCULAIRES : LES « ORGANISATEURS » VÉGÉTAUX

par **R. CASTAN**

AVANT-PROPOS

Ce travail nous a été suggéré par notre Maître le Professeur P. Chouard, lors de son séjour à la Faculté des Sciences de Bordeaux. Puis, à la suite de son départ, son successeur le Professeur J. Dufrénoy a bien voulu nous aider de ses judicieux conseils et de sa haute compétence. Nous les remercions l'un et l'autre, ainsi que MM. Combes, Plantefol, Mangenot, Genevois et Mademoiselle A. Dusseau qui nous ont donné de précieux avis. Nous remercions particulièrement M. le Professeur Guilliermond qui a bien voulu accepter ce travail pour la *Revue Générale de Botanique*.

A cette époque, comme d'ailleurs à l'heure actuelle, l'étude des hormones animales et végétales passionnait les chercheurs. Malgré les fort belles recherches faites ces toutes dernières années par les physiologistes, beaucoup de questions nous sont encore mal connues, notamment sur les facteurs de la polarité, de la morphogénèse et de l'organogénèse végétales.

D'un ensemble de recherches effectuées avec des hormones de croissance et principalement les hétéro-auxines nous avons pu dégager des résultats concernant ces trois phénomènes. Des recherches expérimentales sur la croissance, avec contrôle cytologique, nous ont permis d'éclaircir le rôle des auxines comme substances excitantes différentes des véritables « organisateurs » végétaux.

INTRODUCTION

La croissance d'un végétal est caractérisée par :

1° La multiplication cellulaire aboutissant à la formation de tissus conducteurs, de soutien et de comblement.

2° La différenciation cellulaire ou morphogénèse : (initiales de racines et de tiges).

3° L'élongation cellulaire. Les cellules primitivement cubiques deviennent à la suite d'un accroissement de leurs dimensions et particulièrement dans le sens longitudinal, de petits parallélipipèdes.

Nous nous sommes proposée l'étude de certains produits chimiques permettant d'agir sur ces trois phénomènes : hormones animales et phytohormones.

Est « hormone » (δρᾰω—ῶ = je rends actif) toute substance qui normalement produite par les cellules d'une partie du corps d'un individu se distribue dans les autres parties du corps pour y jouer un rôle favorable (Starling 1914).

Les hormones animales et végétales, quoique très différentes quant à leur constitution chimique, ont cependant certaines actions physiologiques identiques : diffusion et transport polarisé. Ainsi, structures moléculaires et actions physiologiques ne sont donc pas strictement liées.

Une hormone peut agir de façons diverses sur la croissance d'un végétal :

1° Par une action dépressive augmentant avec la concentration.

2° Par une action excitante jusqu'à une certaine concentration puis dépressive ensuite à partir de cet optimum.

Nous avons constaté qu'entre les diverses concentrations d'hormones employées, la dihydrofolliculine agissait suivant le premier mode et la thyroxine suivant le second.

MATÉRIEL ET TECHNIQUE

1° Matériel.

Thermostats

L'emploi de thermostats permettant un réglage de la température nous a permis d'éliminer de nos expériences une variable très importante : la température.

Toutes les cultures (germinations et développements ultérieurs),

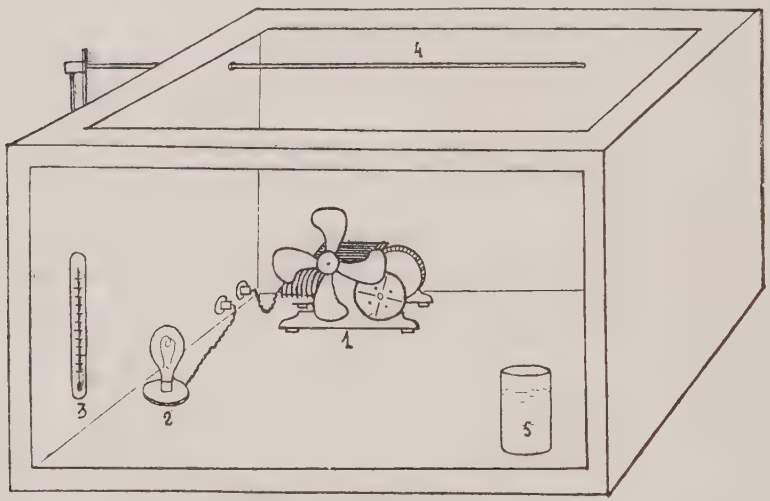


Fig. 1. — Thermostat et son appareillage — 1, ventilateur — 2, lampe pour chauffage — 3, thermomètre — 4, régulateur de chauffage — 5, vase contenant de l'eau servant à humidifier l'atmosphère.

sont effectuées dans des thermostats de dimensions identiques : $115 \times 80 \times 60$ cm. Deux thermostats sont placés dans deux caves obscures séparées. La partie supérieure de l'un de ces thermostats est vitrée afin de pouvoir éclairer l'intérieur à l'aide d'ampoules électriques (500 W.) situées extérieurement suivant les besoins de l'expérimentation. Un troisième placé face à une fenêtre présente le fond et le plafond vitrés afin de recevoir la lumière solaire. Une

ampoule extérieure (500 W.) permet un apport supplémentaire de lumière artificielle. Le chauffage de ces thermostats est électrique. L'ampoule destinée au chauffage est entièrement voilée d'un écran noir afin d'intercepter toute radiation lumineuse. L'atmosphère intérieure est brassée par un ventilateur ; (200 tours à la minute).

Pour suivre la marche de la croissance des plantules se développant à l'obscurité, nous nous sommes servis d'une ampoule électrique rouge foncé (« Philips » : 125 W.).

2° Techniques.

a) *Milieux de culture*

Quatre milieux de culture ont servi dans nos expérimentations : eau naturelle, coton hydrophile humide, agar-agar (1 %), sable purifié (traitement à l'acide nitrique à ébullition, puis lavage jusqu'à neutralité de l'eau d'écoulement.

Nous n'avons jamais utilisé d'engrais, le matériel végétal a toujours vécu sur ses réserves.

b) *Matériel végétal*

Pour toutes les recherches sur les facteurs de croissance nous avons cru préférable d'opérer sur du matériel jeune, de croissance active et vivant autant que possible sur les réserves de la graine qui nous sont assez bien connues.

Les boutures feuillées provenant de plantes adultes ont emmagasiné des produits complexes provenant de la photosynthèse, la plupart de ces substances étant souvent mal définies. Le meilleur matériel serait, d'après nous, de jeunes plantules venues à l'obscurité ce qui élimine ainsi toute substance nutritive ou organoformative susceptible de provenir directement de la photosynthèse.

Les expérimentations où l'on met des sujets en état d'inanition offrent des difficultés d'interprétation car, pour maintenir son activité, le végétal est obligé de dépenser ses réserves qu'un engrais ne pourra pas toujours lui restituer complètement surtout en ce qui concerne les diastases indispensables aux transformations des éléments nutritifs. Le végétal pourrait, de ce fait, souffrir de cette inanition et répondre mal ou nullement à l'expérimentation.

Aussi, nous avons expérimenté, chaque fois que cela nous a été possible sur diverses plantules provenant de germinations faites à

l'obscurité, âgées d'une dizaine de jours et vivant sur les réserves de la graine.

c) *Fixations et colorations.*

Technique cytologique : Nous avons employé des techniques de cytologie en usage.

Fixateur de Helly : Sert à fixer simultanément sur la même préparation les mitochondries et les chromosomes.

Solution mère....	Bichlorure de mercure	5 gr.
	Bichromate de potasse	2,5 gr.
	Eau distillée.....	100 cc.

Au moment de l'emploi, ajouter à 9 cc. de la solution précédente 1 cc. d'aldéhyde formique (40 %).

Pour obtenir une bonne fixation, les coupes doivent être immergées dans le réactif ; si elles surnagent il est nécessaire de faire le vide. Au bout de 24 heures de fixation (2 bains de 12 heures) conserver les préparations dans une solution de bichromate de potasse (3 %). Avant de procéder à l'inclusion à la paraffine un lavage de 24 heures à l'eau courante est obligatoire.

Coloration mitochondriale : Fuchsine acide d'Altmann (voir J. Dufrénoy, *Ann. de l'Inst. nat. Agro.*, 2e série, T. XXIII, 39e volume).

Préparer de l'eau anilinée en agitant pendant 20 minutes. 10 cc. d'huile d'aniline en présence de 10 cc. d'eau dans un flacon ; filtrer sur papier filtre mouillé. Dans 10 cc. d'eau anilinée, dissoudre 2 gr. de Fuchsine acide Grübler.

Les lames déparaffinées, collodionnées (éther + alcool absolu (*aa*) + 1 goutte de collodion) et passées par les alcools, sont lavées à l'eau, puis retirées de l'eau et leurs bords sont soigneusement essuyés.

Couvrir les lames de la solution de fuchsine ; porter sur la platine chauffante à 70-80°, jusqu'à émission de vapeurs, laisser refroidir et chauffer jusqu'à émission de vapeurs, 3 fois de suite, en ajoutant de la solution de fuchsine pour éviter toute dessiccation. La solution de fuchsine après 3 chauffages, doit montrer, à la surface de la lame, des couleurs d'irisation.

Laver à l'eau courante.

Différencier pendant 15 minutes à 2 heures dans une solution aqueuse à 1 % de vert lumière (Lichtgrün de Grübler).

Laver, passer par les alcools, monter au baume.

Les nucléoles, les mitochondries, les plastes et les cristaux protéiques sont rouges. Dans les amyloplastes les grains d'amidon doivent être verts.

Coloration chromosomiale (Violet de gentiane de Newton).

Faire bouillir du violet de gentiane en solution aqueuse (1 %). Filtrer.

Les lames déparaffinées et passées par les alcools sont lavées à l'eau.

Laisser les préparations dans le bain de violet de gentiane de 3 à 40 minutes, puis laver rapidement à l'eau.

Traiter ensuite de 30 à 45 secondes par une solution alcoolique (80°) d'iode iodurée.

Laver à l'alcool 95° pendant 2 secondes, puis effectuer deux autres lavages de 2 secondes dans l'alcool absolu.

Différencier sous le microscope à l'essence de girofle, puis faire 3 lavages au xylol, le dernier étant de 15 minutes.

Monter les préparations au baume.

Les chromosomes colorés en violet se détachent sur fond clair.

Les colorations subsistent de quelques mois à quelques années.

CHAPITRE PREMIER

I. HORMONES ANIMALES

ACTION DE QUELQUES HORMONES ANIMALES SUR LES PREMIERS STADES DU DEVELOPEMENT DES VÉGÉTAUX.

Ce n'est que vers 1934 que commencèrent vraiment les recherches sur les actions que pourraient avoir les hormones animales sur le développement des végétaux. En raison des résultats différents obtenus par les chercheurs, il est très difficile, à l'heure actuelle, de définir d'une manière rigoureuse l'action de ces hormones sur la croissance des Végétaux. Les hormones employées par les expérimentateurs sont : les hormones oestrogènes, la thyroxine, l'insuline, des extraits hypophysaires de lobes antérieur et postérieur et des extraits de surrénales. Nous ne pouvons conclure pour la majorité de ces substances à une action positive, négative ou nulle. Les recherches les plus importantes furent entreprises avec les hormones oestrogènes (folliculine, dihydrofolliculine, équilénine, équiline). Avec la thyroxine, obtenue également à l'état cristallisé, nous pouvons noter quelques résultats assez intéressants. Nous ne mentionnerons pas les résultats très peu nombreux, d'ailleurs, et différents, obtenus par divers auteurs avec des extraits de lobes d'hypophyse ou de surrénales, ces substances étant des mélanges d'hormones encore mal définies.

I. ACTION DES HORMONES ŒSTROGÈNES

Les hormones oestrogènes ont fait l'objet de nombreuses recherches. Au début, les expérimentateurs utilisèrent des extraits d'urine, puis, plus tard, quand ces hormones purent être obtenues à l'état cristallisé, les résultats devinrent beaucoup plus affirmatifs.

Les premiers chercheurs : Hoffman (1934), Schoeller et Gœbel (1934), Andresen et Jarlov (1934) n'observèrent rien, car leur milieu de culture, la terre, adsorbait les hormones ; ils modifièrent leur technique en cultivant les plantes dans l'eau. Ces expérimentateurs constatèrent que les extraits d'urine de femmes enceintes et les prolans ont une légère action accélératrice sur la sortie des bourgeons et la floraison et une action inhibitrice sur la croissance des racines. Ces résultats ne furent pas confirmés par divers chercheurs.

La folliculine, la dihydrofolliculine, l'équiline et l'équilénine ont une action favorisante sur la croissance des Jacinthes et du Muguet. Janot (1934).

Des résultats plus précis furent obtenus par P. Chouard (1935-1936). En traitant chaque semaine, dès son jeune âge, la Reine-Marguerite (*Callistephus sinensis* Nees) par une solution de 50 cc. d'eau contenant 12,5 γ de dihydrofolliculine, il observa tout d'abord une légère chlorose combattue par l'apport d'engrais, puis une avance à la floraison et une transformation de bourgeons normalement végétatifs en boutons à fleurs si la plante est en déficit d'heures d'éclairement. De plus, il constata que l'humus a une influence sur l'adsorption de certaines hormones. Alors que la folliculine est inefficace quand la plante est cultivée sur terreau, elle peut manifester son action quand le milieu de culture est du sable. La dihydrofolliculine est active dans les deux cas. Enfin, certaines plantes sont plus ou moins sensibles vis-à-vis des diverses hormones oestrogènes ; ainsi *Anagallis arvensis coerulea* (Primulacée) montre une légère avance à la floraison avec la dihydrofolliculine, faible avec l'équilénine et nulle avec l'équiline. De même *Iberia amara* (Crucifère) ne manifeste aucune réaction avec la dihydrofolliculine et la folliculine et une légère avance avec l'équiline et l'équilénine.

L'action de ces hormones peut également se manifester sur l'allongement de la plante (Cotte G., Manceau P. et Meyer C., 1935). En ce qui nous concerne nous avons contribué à cette étude.

Recherches Personnelles :

Nous avons expérimenté avec la dihydrofolliculine, plus facilement absorbable par le végétal que la folliculine. Dans les conditions où nous opérions, seul le *Lepidium sativum* a été sensible à

l'action de la dihydrofolliculine tandis que d'autres plantes (*Cucumis Melo*, *Sinapis alba*) n'ont manifesté aucune réaction. Après avoir constaté chez le Cresson alénois une inhibition dans l'allongement de l'hypocotyle dans les lots traités nous nous sommes demandé comment pouvait agir l'hormone : est-ce par un abaissement de la moyenne générale tout en conservant la distribution des diverses tailles des individus du lot témoin, ou bien l'action inhibitrice n'influence-t-elle pas cette distribution ? Dans le développement qui va suivre nous montrerons successivement l'action inhibitrice de la dihydrofolliculine sur l'allongement de l'hypocotyle du *Lepidium sativum*, et, ensuite, après avoir montré que la distribution observée chez le témoin s'ajuste sensiblement à une distribution normale, nous comparerons les distributions observées des témoins et des lots-traités.

Avant de commencer notre étude biométrique nous donnerons quelques définitions.

Lorsqu'on veut faire l'étude statistique d'une distribution on doit procéder à une classification arbitraire mais judicieusement choisie qui consiste à répartir les divers individus par classes de fréquence autour de la valeur moyenne. Cette répartition par classes forme une distribution observée dans laquelle on remplace la série des observations par une série de n groupes en affectant à une même classe toutes les valeurs comprises entre les limites de cette classe. On doit essayer, ensuite, d'ajuster à cette distribution observée une distribution calculée, par exemple, celle de la distribution normale.

Le critérium X^2 permet de se rendre compte de la légitimité de l'ajustement entre la distribution observée et la distribution calculée.

La *déviation par classe* est la dispersion symétrique des classes autour de la classe moyenne arbitraire ; — 1, —2... pour les classes s'éloignant de plus en plus de la moyenne vers le minimum et + 1, + 2... pour les classes s'éloignant de plus en plus de la moyenne vers le maximum.

La *déviation standard* est la constante qui mesure la dispersion des valeurs autour de leur moyenne.

La *variance* est le carré de la déviation standard.

§ I. — Représentation graphique de l'inhibition de la croissance de l'hypocotyle du *Lepidium sativum* sous l'influence de la dihydrofolliculine.

Auparavant il est nécessaire de définir dans quelles conditions s'est effectuée cette croissance. Les germinations ont été faites à l'obscurité, dans une étuve électrique munie d'un ventilateur, à la température constante de 26° C, et avec une humidité de 65 à 70%. Les graines ont été mises à germer dans des milieux additionnés d'hormone et ont accompli, ainsi, l'ensemble du développement avec la graine d'abord, puis le jeune appareil radiculaire plongé dans le milieu enrichi en hormone. Nous avons employé les milieux de cultures suivants : *a*) agar-agar à 1% ; *b*) sable purifié ; *c*) coton hydrophile. Les mesures ont été évaluées en millimètres et effectuées le 6e jour de la germination.

Après avoir déterminé la longueur moyenne de l'hypocotyle de chaque lot, les chiffres obtenus ont été répartis autour de cette moyenne dans différentes classes d'étendues égales. Un lot comprenait le résultat de la germination d'une cinquantaine de graines. Dans chaque série d'expériences il y avait plusieurs lots témoins et plusieurs lots ayant des doses égales de dihydrofolliculine.

1° *Ensemencement sur agar*

Nous avons expérimenté avec les concentrations en hormone suivantes :

Concentration I	0,25	mg/litre.
— II	0,50	—
— III	0,75	—
— IV	2,5	—

LOTS	19-24	25-30	31-36	37-42	43-48	49-54
Témoin.....	0	2	11	24	13	2
C.I.....	1	6	14	23	10	1
C. II.....	2	6	14	20	8	0
C. III.....	2	6	18	20	4	0
C. IV.....	3	8	21	20	2	0

Répartition des longueurs des hypocotyles d'un lot ; le classement a été fait suivant la répartition par classes du témoin : (Milieu de culture: *agar* 1%).

a) Etude du témoin : (les calculs qui vont suivre étant les mêmes pour les différents cas, nous ne les ferons entièrement que pour le témoin.

Témoin en mm.	d	φo	φod	φod²
25 — 30	— 2	2	— 4	8
31 — 36	— 1	11	— 11	11
37 — 42	0	24	0	0
43 — 48	+ 1	13	+ 13	13
49 — 54	+ 2	2	+ 4	8
		N = 52	+ 2	40

d = déviation par classe.
φo = fréquence observée ; φc = fréquence ~~observée.~~ calculée

Moyenne arbitraire : 39,5

Variance par classe : $\frac{\Sigma\ \varphi o D^2}{N} = \frac{40}{52} = 0{,}76$

Déviation standard par classe :

$$\sigma = \sqrt{0{,}76} = 0{,}85$$

Déviation standard d'une variable

$$\sigma = 0{,}85 \times 5 = 4{,}25$$

$$\text{Moyenne } \bar{X} = 39{,}5 \pm 4{,}25$$

Variance de la moyenne (51 = nombre de degrés de liberté entre variants)

$$\sigma^2 \bar{X} = \frac{0{,}76}{51}\ 0{,}015$$

Déviation standard de la moyenne :

$$\sigma \bar{X} = \sqrt{0{,}015} = 0{,}13$$

$$0{,}13 \times 5 = 0{,}65$$

$$\bar{X} = 39{,}5 \pm 0{,}65$$

b) Déviation standard des lots traités a la dihydrofolliculine :

C. I ..... $\bar{X} = 37{,}5 \pm 0{,}65$

C. II ..... $\bar{X} = 37 \pm 0{,}70$

C. III..... $\bar{X} = 36 \pm 0{,}70$

C. IV..... $X = 34{,}5 \pm 0{,}80$

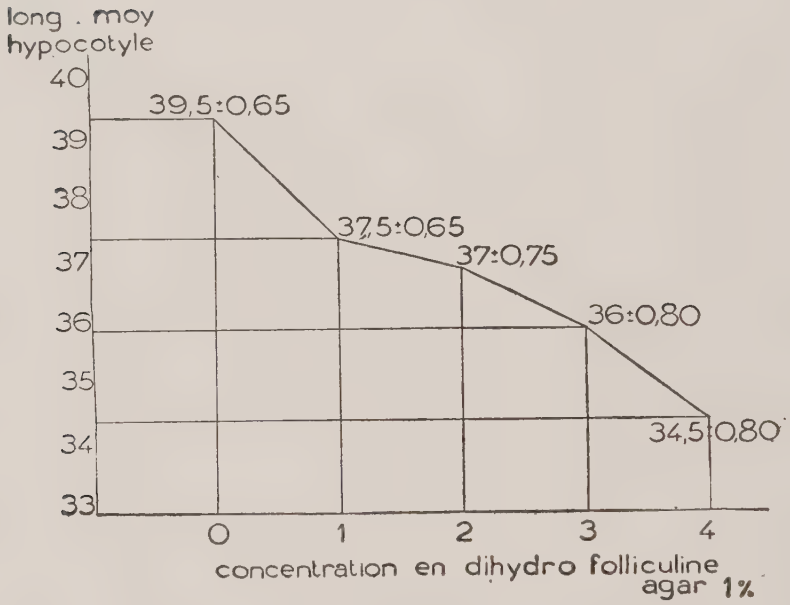


Fig. 2. — Allure de l'inhibition de la dihydrofolliculine à différentes concentrations sur la croissance de l'hypocotyle de *Lepidium sativum* après 6 jours de germination (milieu de culture ; *agar* 1 %).

2° *Ensemencement sur sable*

Le sable employé a été traité à l'acide nitrique à l'ébullition afin d'oxyder les matières organiques qu'il pouvait contenir, ensuite il a été lavé jusqu'à ce qu'il ne présente plus de réaction acide.

Les concentrations en dihydrofolliculine sont les suivantes :

Concentration I .... 0,25 mg/litre.
— II..... 2,5 —

Les déviations standard de la moyenne, obtenues comme précédemment sont :

Témoin..... $\bar{X} = 44,5 \pm 0,70$

C. I..... $\bar{X} = 42 \pm 0,6$

C. II..... $\bar{X} = 39 \pm 0,75$

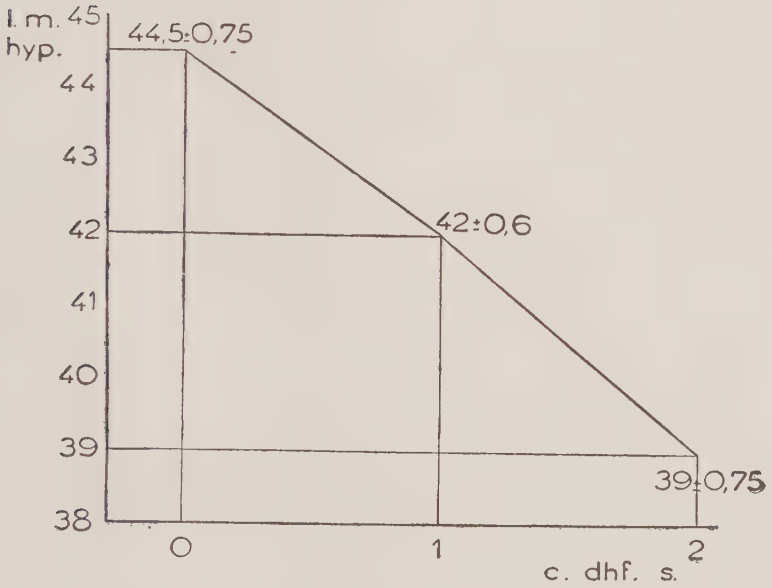


Fig. 3. — Allure de l'inhibition de la dihydrofolliculine à différentes concentrations sur la croissance de l'hypocotyle du *Lepidium sativum*, après 6 jours de germination (milieu de culture : sable).

3° *Ensemencement sur coton humide*

Le coton a été imbibé des solutions de l'hormone aux concentrations suivantes :

Concentration I..... 0,25 mg/litre
— II..... 2,5 —

Les déviations standard de la moyenne sont :

Témoin..... $\bar{X} = 25 \pm 0,8$

C. I..... $X = 24 \pm 1$

C. II..... $\bar{X} = 22 \pm 0,75$

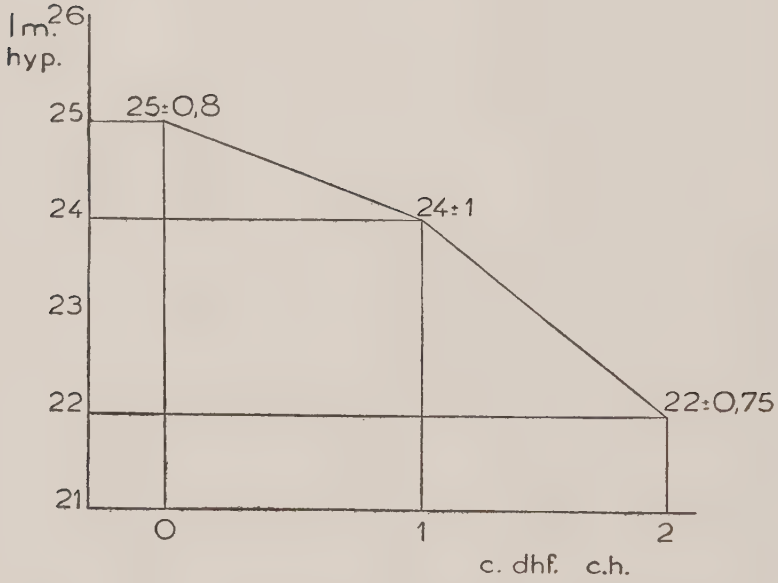


Fig. 4. — Allure de l'inhibition de la dihydrofolliculine à différentes concentrations sur la croissance de l'hypocotyle du *Lepidium sativum*, après 6 jours de germination (milieu de culture : coton hydrophile).

Des graphiques précédents, nous pouvons déduire que la dihydrofolliculine manifeste son action inhibitrice en abaissant la moyenne générale de l'hypocotyle. Nous pouvons nous demander si cet abaissement de la moyenne se fait sans modifier les distributions observées des lots témoins et des lots traités. Pour cette étude, nous allons essayer d'ajuster les distributions observées des différents lots à une distribution type. Nous verrons que les distributions observées s'ajustent sensiblement à une distribution normale.

§ II. — Comparaison des distributions observées des lots témoins et des lots traités par la dihydrofolliculine.

1° *Etude de la distribution normale.*

Les observations relatives à un phénomène nous amènent à les répartir en un certain nombre de classes. Prenons, par exemple, le cas qui nous intéresse et mesurons au bout d'un certain nombre de jours les hypocotyles d'une germination d'un lot de graines. Après avoir déterminé la longueur moyenne de l'hypocotyle nous pouvons répartir autour de cette moyenne les différents chiffres trouvés.

Le calcul a montré que pour une distribution normale comprenant 5 classes la probabilité de répartition pour 16 échantillons était : 1 — 4 — 6 — 4 — 1. Cette probabilité de répartition peut se représenter graphiquement. On obtient un histogramme normal. On porte sur l'axe des X l'étendue des classes et sur l'axe des Y la fréquence des variantes dans la classe correspondante.

Soient 2 distributions de N individus repartis en deux séries de chacune m classes de fréquence ; l'une théorique, l'autre observée. Soit (c) la fréquence calculée pour chaque classe m, de la distribution théorique et (o) la fréquence pour chaque classe de la distribution observée.

Si nous calculons, pour chaque classe, la différence (o–c) il est évident que l'ajustement entre la distribution observée et la distribution théorique sera d'autant meilleur que la différence (o–c) sera plus faible. Au moment du premier ordre, la somme de ces différences (o–c) étant toujours nulle ne saurait constituer un criterium du degré d'accord.

$$\Sigma_1^m \ (o\text{-}c) \ = \ o$$

Il faut donc utiliser un moment d'ordre supérieur et par exemple un moment de 2e ordre.

$$\Sigma_1^m \ (o\text{-}c)^2$$

Mais cette somme ne saurait constituer un critérium d'accord entre la distribution des fréquences théoriques et celle des fréquences

observées, car la signification de $(o-c)^2$ dépend de la grandeur du nombre prévu.

Il faut rendre relative la différence $(o-c)^2$, ramener chaque différence à une commune mesure en faisant le quotient $\frac{(o-c)^2}{c}$

Le critérium de X^2 est égal à :

$$X^2 = \Sigma_1^m \left[\frac{(o-c)^2}{c} \right]$$

Plus X^2 est petit, meilleure est la concordance.

2° *Application de la méthode de* X^2 *à la comparaison entre une distribution observée et une distribution normale.*

En calculant X^2 et en cherchant dans des Tables (Tables de Fisher ou Tables d'Elderton) la valeur de P (P étant le criterium de probabilité) nous déduirons le degré d'accord entre les deux distributions observée et normale.

Ainsi X^2 est la somme, pour toutes les classes (m) de la distribution, des quotients entre le carré de la différence de la fréquence observée (O) et calculée (C) par la fréquence calculée.

Etude des témoins.

ENSEMENCEMENT SUR AGAR	o	c	(o-c)	$(o-c)^2$	$\frac{(o-c)^2}{c}$
25 — 30	2	3,2	—1,2	1,44	0,45
31 — 36	11	12,8	—1,8	3,24	0,2
37 — 42	24	19,2	+4,8	23,04	1,1
43 — 48	13	12,8	+0,2	0,04	0,003
49 — 51	2	3,2	—1,2	1,44	0,45
	52				$X^2 = 2,203$

n = 4
P = 70 %

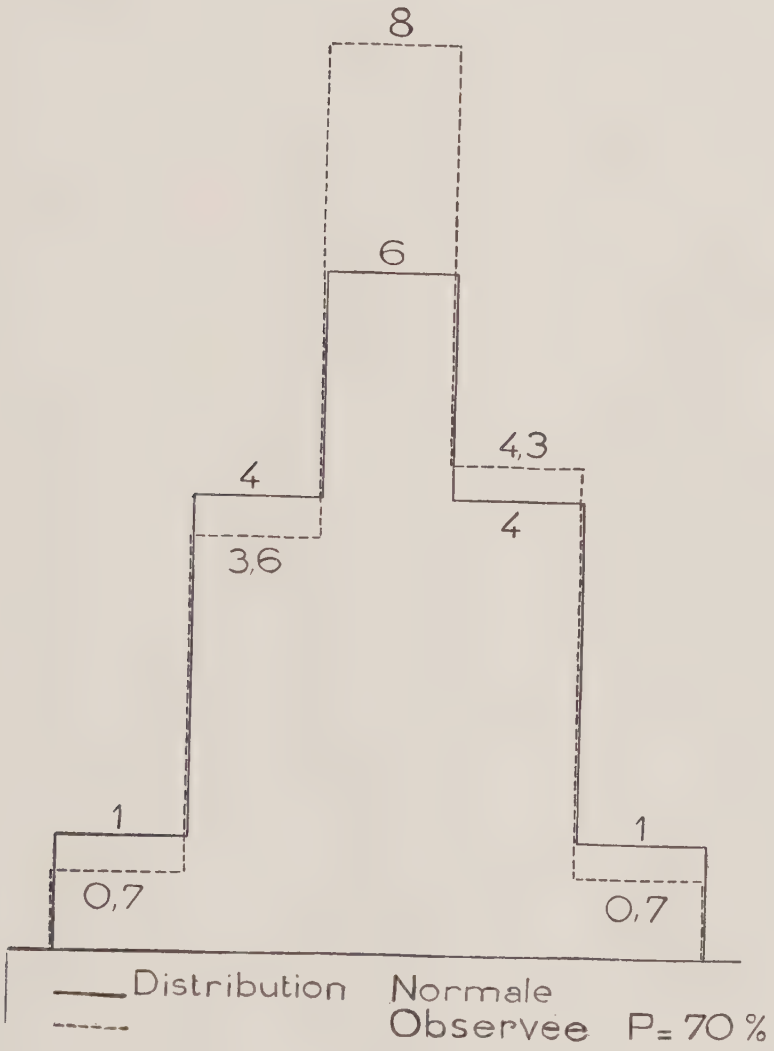


Fig. 5. — Comparaison des histogrammes de la distribution normale et d'une distribution observée.

ENSEMENCEMENT SUR SABLE	o	c	(o-c)	o(-c)²	$\frac{(o-c)^2}{c}$
30 — 35	6	3,6	+2,4	5,76	1,6
36 — 41	14	14,4	—0,4	0,16	0,01
42 — 47	20	21,6	—1,6	2,56	0,1
48 — 53	15	14,4	+0,6	0,36	0,025
54 — 59	2	3,6	—1,6	2,56	0,7
	57				$X^2 = 2,035$

n = 4
P = 70 %.

ENSEMENCEMENT SUR COTON HYDROPHILE	o	c	o-c	(o-c)²	$\frac{o(-c)^2}{c}$
10,5 — 15,5	1	1,8	—0,8	0,64	0,3
16,5 — 21,5	7	7,5	—0,5	0,25	0,003
22,5 — 27,5	15	11,2	+3,8	14,4	1,2
28,5 — 33,5	5	7,5	—2,5	6,25	0,8
34,5 — 39,5	1	1,8	—0,8	0,64	0,3
	29				$X^2 = 2,63$

n = 4
P = 65 %

3° *Etude des lots traités à diverses concentrations de dihydrofolliculine.*

(Nous résumerons sous forme d'un tableau les valeurs de P aux différentes concentrations en dihydrofolliculine).

MILIEUX DE CULTURE	LOTS	CONCENTRATIONS EN DIHYDROFOLLICULINE MGR/LITRE.	P
Sable	Témoin.	0	70 %
	C. I	0,25	50 %
	C. II	2,5	60 %
Coton hydrophile	Témoin	0	65 %
	C. I	0,25	25 %
	C. II	2,5	40 %
Agar 1 %	Témoin	0	70 %
	C. I	0,25	98 %
	C. II	0,50	40 %
	C. III.	0,75	80 %
	C. IV	2,5	50 %

Les valeurs de P nous indiquent que les écarts entre fréquences observées et calculées ont environ 70 chances sur 100 d'être imputables à l'échantillonnage au hasard ; nous pouvons donc ajuster d'une manière très satisfaisante, à une distribution normale, la distribution des fréquences observées par classe de longueur, autour de la moyenne caractéristique de chaque lot, tant pour les lots témoins que pour les lots traités à la dihydrofolliculine.

En résumé, nous conclurons que l'action de la dihydrofolliculine se traduit chez le *Lepidium sativum* par une inhibition de l'allongement de l'hypocotyle. Cette inhibition ne détruisant nullement la distribution sensiblement normale constatée chez le témoin, il y a seulement abaissement de la longueur moyenne de l'hypocotyle.

II. ACTION DE LA THYROXINE

Alors que la thyroxine était considérée souvent comme sans action, Chouard (1934) ayant traité une fois par semaine des plantules de Reine-Marguerite (*Callistephus sinensis*, Nees) provenant de semis, par une solution contenant 0,7 mgr. de thyroxine synthétique dans 100 cc. d'eau ordinaire, observait à la fin du traitement qui s'échelonne sur 9 semaines, un effet positif de l'hormone sur l'allongement des rameaux traités : excès d'environ 25 % par rapport aux témoins. Quelque temps plus tard, divers auteurs, (Cotté, Manceau et Meyer. 1935) constatèrent également cette action positive sur l'allongement de l'hypocotyle du *Lepidium sativum*. Nous avons repris cette étude sur le *Cucumis Melo* et le *Lepidium sativum* ; nous avons observé, chez les deux plantes, un effet positif, non sur la croissance de l'hypocotyle, mais sur celle de la racine principale.

Recherches personnelles.

Dans l'exposé qui suit, nous montrerons l'action favorisante de la thyroxine sur la racine principale du *Lepidium sativum*.

La technique opératoire, l'échantillonnage et l'application des méthodes statistiques sont exactement les mêmes que pour la dihydrofolliculine, aussi nous résumerons ici les résultats relatifs à chaque série expérimentale (témoin, lots à différentes concentrations de thyroxine) en un seul tableau.

Les diverses concentrations en thyroxine sont les suivantes :

Concentration	I	1 mg/litre
—	II	5 —
—	III.....	20 —
—	IV.....	40 —

Moyenne et déviation standard du témoin et des lots traités à la thyroxine.

Témoin.....	$\overline{X}$ = 45	±	1,5
Concentration I.....	$\overline{X}$ = 46	±	1,5
— II.....	$\overline{X}$ = 47,5	±	1,7
— III.....	$\overline{X}$ = 48,5	±	1,5
— IV.....	$\overline{X}$ = 49	±	1,35

Valeur de P (*pourcentage de probabilité*) *des lots témoins et des lots traités à diverses concentrations de thyroxine* : (Nous résumerons sous forme d'un tableau les valeurs de P pour les témoins et les lots traités).

CONCENTRATION EN THYROXINE MGR/LITRE	P
0	60 %
1	90 %
5	50 %
20	60 %
40	90 %

Milieux de culture : Agar 1 %.

Du graphique ci-après nous déduisons que la thyroxine employée à des concentrations variant de 1 à 40 mgr. par litre, a une action favorisante sur la croissance des racines de *Lepidium sativum* proportionnellement aux doses de l'hormone servant à l'expérimentation.

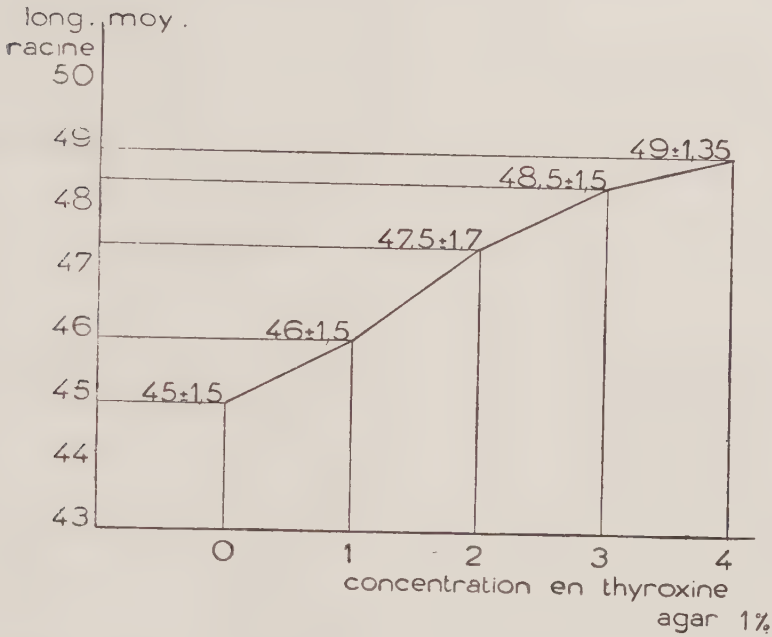


Fig. 6. — Courbe représentant l'allure de l'action favorisante de la thyroxine sur l'allongement de la racine de *Lepidium sativum*, aprés 6 jours de germination (milieu de culture : agar 1 %).

Aspect anatomique de l'action des hormones étudiées sur la croissance des plantules.

Après avoir établi expérimentalement le fait que les hormones (dihydrofolliculine et thyroxine) ont une action sur la croissance de l'hypocotyle et de la racine du *Lepidium sativum*, nous nous sommes alors demandé comment agissaient ces substances. Par des comparaisons de coupes longitudinales entre témoins et plantules traitées nous avons constaté que leurs actions se manifestaient sur les dimensions cellulaires : les cellules des hypocotyles traités à la dihydrofolliculine étaient sensiblement plus courtes que celles des témoins ; celles des racines ayant subi l'influence de la thyroxine étaient légèrement plus longues. Alors que nous comptons en moyenne 8 cellules sur une coupe longitudinale d'un hypocotyle d'une plantule témoin, au même grossissement, nous en comptons en moyenne 10 dans la région correspondante d'un hypocotyle

provenant d'une plantule prise dans le lot C.IV : (dihydrofolliculine). De même, nous comptons de 10 à 11 cellules sur une coupe longitudinale d'une racine d'une plantule témoin et de 8 à 9 dans les mêmes conditions d'observation sur une racine provenant d'une plantule prise dans le lot C. IV : (thyroxine).

Ces hormones n'ont donc pas d'action inhibitrice ou stimulatrice sur les multiplications cellulaires, mais agissent uniquement du moins dans nos conditions expérimentales, sur l'allongement cellulaire.

Conclusion de la première partie

Des recherches entreprises avec les hormones animales (dihydrofolliculine et thyroxine) sur les premiers stades du développement de *Lepidium sativum* nous conclurons à un abaissement général de la longueur moyenne de l'hypocotyle avec un traitement à la dihydrofolliculine et un allongement de la longueur moyenne de la racine avec la thyroxine. L'action de ces hormones est régulière. L'allure des distributions des populations témoins et traitées est identique et s'ajuste sensiblement à une distribution normale.

CHAPITRE II

II. HORMONES VÉGÉTALES

AUXINES ET HÉTÉRO-AUXINES

(Existence — Constitution chimique — Propriétés physiologiques.)

Historique

L'hypothèse concernant l'existence des substances « organoformatives » fut émise autrefois par Duhamel du Monceau (1758), puis de façon précise par Sachs. Puis Beijerinck (1885) attribua les galles de *Nematus caprae* observées sur les feuilles de *Salix* à une « growth enzyme » ; cet auteur, constata également que la galle de *Cecidomyia Poae* sur tige de *Poa* donne lieu à une formation excessive de racines. D'autres auteurs contribuèrent aux recherches : Vöchting (1878-1908) ; Darwin (1880) ; Gœbel (1908) ; Boysen Jensen (1910) ; Paal (1914-1919) révéla l'existence d'une substance située dans l'extrémité du coléoptile d'avoine, pouvant traverser la gélatine mais arrêtée par une feuille de mica. Opérant à l'obscurité, cet auteur constata la courbure du coléoptile en replaçant la pointe décapitée latéralement. Went (1926) recueillit la substance active, en plaçant des pointes de coléoptiles d'avoine sur un bloc d'agar ; par récapitation latérale à l'aide de ce bloc d'agar il obtint la courbure du coléoptile.

Dès lors les recherches se multiplièrent et l'existence de ces substances actives ou auxines, fut révélée dans les diverses parties de la plante : Coléoptile de *Maïs* (Cholodny, 1926) ; tige de *Convolvulus* (Gradmann, 1928) ; cotylédons et plumule du *Lupinus* (Navez, 1933) ; du *Lepidium* et du *Raphanus* (Van Overbeck, 1932-1933) ; feuilles et bourgeons d'*Ipomoea* (Koning, 1933) ; pollen d'Orchidées (Laibach, 1932) ; pollen d'*Hicoria* (Thimann et

Went, 1934) ; de *Sequoia* (Thimann, 1934) ; bourgeons de certains arbres (Czaja, 1934), *Populus*, *Salix*, *Quercus*, feuilles de *Nicotiana* (Avery, 1935) ; certains pédoncules : *Cardamina*. *Cephalaria* (Söding, 1936).

Les racines également sont productrices d'auxines : Hawker (1932), Boysen Jensen (1933), Thimann (1934). L'existence des auxines a pu être révélée dans des productions de l'organisme animal : salive (Seubert 1925) ; urine (Kögl et Haagen Smit, 1931) ; l'œuf frais de poule en contient 57 unités plantes ; l'œuf incubé pendant 6 jours peut en contenir 67,5 ; l'embryon de poulet de 14 jours en contient environ 40.000 (Robinson et Woodside, 1937).

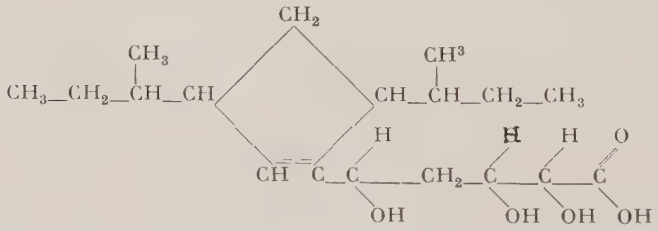
Si le mécanisme de l'action de ces substances est encore assez mal connu, la nature chimique est par contre bien définie.

1° **Nature chimique des auxines.**

Kögl et Haagen Smit (1931) isolèrent, de l'urine, l'auxine « a » ou acide auxentriolique ($C_{18}H_{32}O_5$) et en 1934, Kögl, Erxleben et Haagen Smit obtinrent, à partir du malt et des germinations de blé, l'auxine « b » ou acide auxénolique ($C_{18}H_{30}O_4$).

Auxine « a »

D'après Kögl (1936), l'auxine « a » obtenue à l'état cristallisé (F = 196°) répondrait à la formule :



Ce corps est formé d'un noyau pentagonal et d'une chaîne latérale comprenant 5 atomes de carbone. Les 3 atomes d'oxygène de cette chaîne (autres que ceux du groupement carboxyle) appartiennent chacun à un groupe hydroxyle OH.

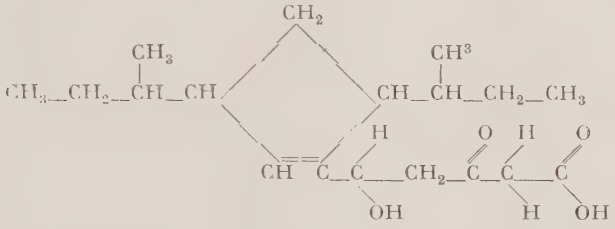
Par perte d'un groupement H O, on obtient la lactone de

l'auxine *a*. Cette substance quoique isomère de l'auxine *b* est différente.

L'auxine « a » est détruite en milieu alcalin et résiste en milieu acide.

Auxine « b »

Obtenue également à l'état cristallisé la formule serait d'après Kögl (1936) :

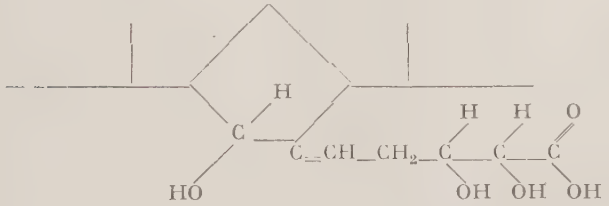


La chaîne latérale montre une construction différente : existence d'un groupe hydroxyle et d'un groupe céto COCH.

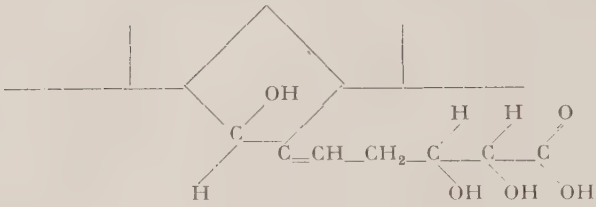
L'auxine « b » est détruite en milieu acide et en milieu alcalin.

L'oxydation des auxines « a » et « b » par le permanganate de potasse, donne un acide-auxine glutarique ($C_{13}H_{24}O_4$).

Une propriété remarquable des auxines « a » et « b » est leur inactivation spontanée. Cette inactivation se faisant à l'état cristallisé est complète au bout de un à deux mois, malgré une conservation dans le vide et à l'obscurité. Ce phénomène résulte de l'isomérisation par transfert de la double liaison du noyau à la chaîne latérale avec transfert concomitant du groupe OH δ à l'anneau : ce qui explique la formation de deux isomères optiques de l'auxine *a*.



Pseudo-auxine « a_1 »



Pseudo-auxine « a_2 »

Une lumière intense détruit ou inactive l'auxine (Burkholder) tandis qu'une lumière de faible intensité provoque un transport latéral de la substance lors d'un éclairage latéral. La lumière bleue (4358 Å) ne paraît guère inactiver l'auxine, tandis que l'irradiation ultra-violette l'inactive rapidement. De même, les rayons X durs détruisent l'auxine par l'intermédiaire d'agents oxydants qu'ils produisent. La plante n'est nullement atteinte, son aptitude à l'action de l'auxine est conservée et le transport de la substance de croissance n'est nullement entravé. La photo-destruction des auxines serait due à l'action photodynamique de certains pigments végétaux (Navez, 1936).

Dans le végétal, la substance active ne serait pas sous forme d'auxine, mais à l'état d'esters. Cette hypothèse semblerait confirmée par les travaux de Kögl, Erxleben et Haagen Smit (1934) et de Pohl (1936) qui obtinrent de l'auxine par saponification de certaines huiles provenant de germinations.

Bien que très différents au point de vue chimique, il existe des corps ayant les mêmes propriétés physiologiques que les auxines : hétéro-auxines.

2° **Nature chimique des hétéro-auxines.**

D'après Went et Thimann (1937) le pouvoir d'accélérer la croissance dépend :

1° d'une double liaison (aromatique non saturée)

2° d'un groupe carboxyle libre (ce groupe peut être estérifié à la condition d'être facilement hydrolysable).

3° d'un anneau à 5 sommets (auxine « a » ou « b ») ou aromatique (naphtyl ou phényl) ou d'une combinaison des deux (indol, indène).

4° d'une distance d'au moins 1 atome de carbone entre le groupe carboxyle et l'anneau.

5° d'une structure stérique, le composé « cis » peut être actif, le « trans » non.

Les propriétés secondaires d'une auxine dépendent :

1° de la longueur de la chaîne latérale.

2° de la substitution d'un groupement méthylé dans le noyau.

3° de la substitution dans la chaîne latérale.

4° de modifications de la structure du noyau.

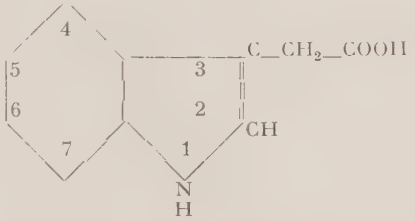
Principales hétéro-auxines

Dérivés du noyau indol :	acide β indol-acétique acide β indol-propionique. acide β indol-butyrique.
Dérivés du noyau indène :	acide indène β acétique
— phényl :	acide phénylacétique
— naphtyl :	acides naphtyl-acétique.

Parmi ces différentes hétéro-auxines l'acide β-indol-acétique mérite une mention particulière à cause de son existence dans le règne animal et végétal.

ACIDE β INDOL-ACÉTIQUE

E. et H. SALKOWSKI (1885) isolèrent cet acide des fermentations et décelèrent sa présence dans l'urine. La plupart des urines contiennent de l'acide β indol-acétique ; sa présence est décelable par l'épreuve de l'« uroséine ». KÖGL, HAAGEN SMIT et ERXLEBEN (1934) isolèrent cette substance de l'urine à l'état cristallisé.

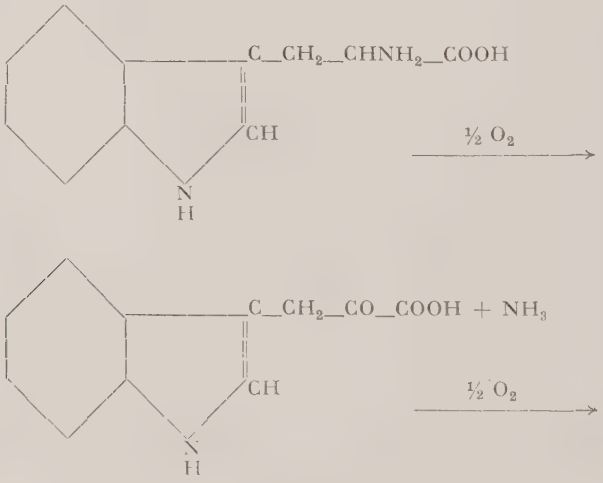


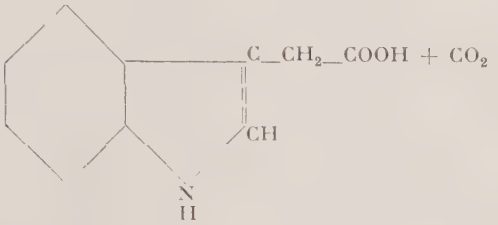
Acide β indol-acétique.

Ce corps dérivé de l'indol comprend un anneau benzénique soudé à un anneau pyrolique par 2.CH. La plupart des dérivés

naturels ou synthétiques de l'indol résultent de substitution en 3 (ou en β) dans l'anneau pyrolique. Ainsi le tryptophane s'écrit par l'addition de la chaîne latérale : $CH\text{-}NH_2\text{-}COOH$ au scatol obtenu par substitution de CH_3 à l'H en β de l'indol. Le tryptophane du commerce doit à ses impuretés de posséder une faible activité d'auxine, qu'il perd à la suite de recristallisations. Cependant, il peut provoquer en 2 heures la courbure du coléoptile d'avoine. Il peut être, en effet, transformé en acide β indol acétique par des Champignons (*Rhizopus suinus*, *Aspergillus Niger*) par des Bactéries et vraisemblablement par les enzymes des plantes vertes. L'acide β indol-acétique existe dans les milieux de culture de certains microorganismes. Des Moisissures (*Aspergillus Niger*, *Rhizopus suinus*) cultivées sur un milieu contenant: tryptophane, tyrosine, histidine, phénylalanine, leucine ou lysine, produisent cette substance, mais non en présence de glycine, alanine ou arginine (Boysen Jensen, 1932). La « rhizopine » de Nielsen (1928) serait d'après Dolk et Thimann (1932) de l'hétéro-auxine et non une auxine « a » ou « b ». Des réactions caractéristiques de l'hétéro-auxine permirent d'en avoir la confirmation.

Certaines bactéries produisent de l'acide β indol acétique par désamination du tryptophane présent dans le milieu de culture (Thimann, 1936 — Berthelot, 1938...). La présence de l'oxygène est nécessaire (Thimann et Dolk, 1935).





Le *Bacterium tumefaciens* produit un indol β acétique au niveaú des tumeurs qu'il provoque par injections dans les tissus végétaux (Link, 1937).

Récemment l'acide β indolacétique (et probablement divers autres acides indoliques) ont été mis en évidence chimiquement chez des plantes supérieures : Radis, Asperges, Choux-fleurs, Cresson (J. Lefevre, 1938).

SELS ET ESTERS

Certains sels et éthers-sels des différentes hétéro-auxines sont actifs : sels de sodium, potassium et ammonium (Zimmerman et Hitchcock, 1937).

Les éthers sels : méthyl — α — naphtalène acétate, éthyl — α — naphtalèneacétate, méthylphénylacétate, éthylphénylacétate, n-butylphénylacétate, isobutyl phénylacétate, méthyl—β—indole-acétate, méthyl—β—indoleproprionate, méthyl—β—indolebuty-rate. (Zimmerman, Hitchcock et Wilcoxon, 1936).

3° **Propriétés physiologiques des auxines et des hétéro-auxines.**

Les auxines et les hétéro-auxines sont actives sur l'allongement et sur la multiplication cellulaires, ces deux facteurs réglant la croissance du végétal.

a) **Allongement cellulaire.**

Les auxines et les hétéro-auxines provoquent le grandissement cellulaire du coléoptile d'avoine (Went, 1926). Les auxines inhibent la croissance des racines d'avoine ; cette inhibition est proportionnelle à la concentration (Kögl, Haagen Smit et Erxleben, 1934). Déjà Nielsen (1930), Navez (1933) et Boysen Jensen

(1934) avaient constaté que l'immersion de racines de plantules diverses dans différents milieux de culture de *Rhizopus suinus*, retardait la croissance, plus tard on constata que ces milieux de cultures renfermaient de l'acide β-indol-acétique. Cependant, de très faibles doses d'auxine peuvent produire une accélération de la croissance des racines de *Vicia Faba* (Amlong, 1936). Ces résultats furent confirmés par Fiedler (1936) sur *Zea Mays*; cet auteur constata une accélération de 30% pour 0,1 γ d'hétéro-auxine par litre, par rapport au témoin.

L'effet des hétéro-auxines peut également se traduire par un élargissement cellulaire de certaines parties de la plante, hypocotyles d'*Helianthus* (Czaja, 1935) et de trèfle (Laird et West, 1937); nœuds de tige de tomate traités à l'acide β-indol acétique en solution (0,1%), Pearse, 1937).

Unités.

Afin de mesurer les quantités de substances actives plusieurs unités ont été proposées :

1° Unité de Copenhague (W.A.E.) quantité qui dissoute dans 50 cc. d'eau plus 50 cc. de gel à 3% d'agar, produit une différence de longueur de 1 mm. entre la face recevant l'application et l'autre face d'un coléoptile d'avoine observé après 3 heures à 21-22°C.

2° Unité « Thimann ». Quantité d'hormone qui doit exister dans 1 cc. de solution mélangé à 1 cc. d'agar, pour provoquer une courbure de 1°, à une température de 25°C, l'humidité étant 85-90%.

3° Unité avoine « *Avena Einheit* » (A.E.) quantité de substance de croissance qui doit exister dans un bloc d'agar de $2 \times 2 \times 0{,}5$ mm. pour causer une courbure de 10°, à la température de 22-23° C, sous humidité de 92%.

Activités des différentes auxines et hétéro-auxines.

Les auxines « a » et « b » ont une activité double de l'acide β-indol acétique :

auxine « a » et « b »..... 5.10^{10} A.E. par gr.
acide β-indol acétique..... $2{,}5.10^{10}$ A.E. par gr.

Mode d'action des hormones de croissance.

D'après les travaux de Heyn (1930), de Robbins et Jackson (1937) les substances de croissance agissent en modifiant l'extensibilité du complexe cellulosique de la cellule végétale : en augmentant l'extensibilité des membranes des tiges et diminuant celle des racines. Priestly, a montré, en effet, que les membranes cellulaires des tiges et des racines diffèrent quant à leur nature chimique.

Tropismes.

Géotropisme : Par suite de l'inégale répartition des auxines et des actions différentes de ces hormones de croissance sur les membranes cellulaires des tiges et des racines on peut, à l'heure actuelle, expliquer le géotropisme. Des dosages effectués sur divers organes placés horizontalement ont montré une inégale répartition de l'auxine sous les faces inférieure et supérieure.

ORGANE	FACE SUPÉRIEURE	FACE INFÉRIEURE
Coléoptile d'avoine (Dolk, 1930).....	38	62
Racine de *Vicia Faba* (Boysen Jensen, 1933)....	37	63
Hypocotyle de *Lupinus* (Dijkman, 1934)..	32	68
Epicotyle de *Vicia Faba* (Van der laan, 1934).....	38	62

Répartition de l'auxine dans divers organes (*Phytohormones* : Went et Thimann, 1937).

Phototropisme : De même le phototropisme peut s'expliquer par la photosensibilité de l'auxine. Le dosage de cette substance dans un organe éclairé latéralement révèle une quantité beaucoup plus grande en hormone de croissance du côté sombre que du côté éclairé.

INTENSITÉ LUMINEUSE (M.C.S.)	COTÉ ÉCLAIRÉ	COTÉ SOMBRE
20	41	59
100	26	74
500	36	64

Pourcentage de la répartition de l'auxine du coléoptile d'avoine sous un éclairage latéral (*Phytohormones* : Went et Thimann, 1937).

b) Multiplication cellulaire.

Les phénomènes dus aux auxines et aux hétéroauxines en tant que facteur de la multiplication cellulaire sont nombreux.

1° Epaississement en diamètre des tiges.

La tige s'accroît en diamètre par multiplication cellulaire. Ces divisions se font au niveau du cambium dont l'activité est liée à la présence de l'auxine ou des hétéro-auxines circulant en direction basipète : Snow (1935), Kraus (1937), Brown (1937).

2° Formation de tumeurs.

L'hétéro-auxine (acide β indol-acétique) en solution dans la lanoline (20 mgr. par gramme de lanoline) provoque sur la section de l'épicotyle de *Vicia Faba* de forts développements de cals dus à une importante multiplication cellulaire de la région soumise à l'influence de l'hormone (Laibach, 1935). Le pourcentage de l'épaississement du cal permet de déterminer la quantité de substance active. Une unité « vicia » correspond à la quantité de substance de croissance qui provoque une augmentation de 10% du diamètre de l'épicotyle en 4 jours : Laibach et Fischnich (1935).

3° Néoformation de racines.

Une propriété très importante des auxines et des hétéro-auxines est de provoquer la néoformation de racines sur des boutures ou des plantes entières : Cooper (1935), Laibach (1935), Zimmermann et Wilcoxon (1935-1936), Pearse (1937).

Divers auteurs ont montré que les sels des différentes hétéro-auxines étaient également actifs dans l'enracinement. Zimmerman, Hitchcock et Wilcoxon (1936). Nous mentionnerons l'action stimulatrice que possèdent certains gaz sur la poussée des racines : oxygène sous-pression. (Bouillenne, 1933) ; acétylène, éthylène, oxyde de carbone (Zimmerman et ses collaborateurs, 1933, 1937). Le carotène a également une action stimulatrice (Lazar, 1935).

4° Inhibition du développement des bourgeons axillaires.

Normalement, dans le végétal, l'auxine produite dans le bourgeon terminal inhibe le développement des bourgeons axillaires (Thimann et Skoog, 1933). Les hétéro-auxines si actives dans l'enracinement des boutures ont une action inhibitrice sur la poussée

des bourgeons axillaires (THIMANN et SKOOG, 1933). Ce fait a été également démontré pour l'auxine « b » (SKOOG et THIMANN, 1934). MULLER (1935) montra que des applications de lanoline contenant du pollen d'Orchidée, riche en auxine, sur des plantules décapitées (*Sinapsis alba*, *Helianthus*...) inhibent la croissance des bourgeons latéraux.

Cependant, certains auteurs : BEAL (1937) et VEGIS (1937) viennent de constater que l'application d'hétéro-auxine peut réveiller l'activité dans certains cas de bourgeons dormants : bulbilles de *Lis*, tubercules de *Stratiotes*.

5° BOUTURAGE A CONTRE SENS.

Le bouturage normal de certaines feuilles : *Begonia Rex* PUTZ (BOUILLENNE et PREVOT, 1932) ; *Fittonia argyroneura* CAM., *Endymion non-scriptus* (L.) GARCKE, *Brimeura amethystina* (L.) SALISB. (CHOUARD), 1930-1932) semble être polarisé et s'effectuer du côté basal de la feuille. Cependant, quelques plantes ne semblent pas avoir une polarité bien définie : *Hoemanthus* (DE WILDEMANN, 1935) ou posséder une polarité inversée : *Scilla Ledieni* ENGLER, observation de ENGLER (1895) interprétée par CHOUARD (1935) : mais ce ne sont que des exceptions, et il serait intéressant d'étudier les teneurs en auxine des différentes régions de ces feuilles ; l'auxine étant localisée principalement du côté basal (AVERY, 1935), lieu où s'opère normalement le bouturage. Plusieurs auteurs ont réussi, par un traitement aux hétéro-auxines, à changer sur certaines feuilles et sur des tiges la polarité du bouturage qui pourtant semblait être absolue et ne se produire que du côté basal. Joseph LEFÈVRE (1937-1938), CHOUARD (1937-1938), PREVOT (1937-1938).

6° PARTHÉNOCARPIE.

La fécondation par le pollen d'une autre plante peut produire le développement de l'ovaire en un fruit sans graines. Nous savons maintenant que le pollen est riche en auxine (LAIBACH, 1932, WENT et THIMANN, 1934). Des applications de lanoline contenant du pollen d'Orchidée, sur des épicotyles décapités de *Vicia Faba* provoquent, en effet, des épaississements comparables à ceux que produit l'acide β-indol acétique : LAIBACH (1933), MULLER (1934), MAI (1934). De même, en traitant le pistil par une hétéro-auxine il

est possible d'obtenir des fruits de taille normale et sans graines tomate (Gustafson, 1936), fraise (Gardner et Marth, 1937).

7° Nodosités des légumineuses et auxines.

Il semble bien à la suite des travaux de Thimann (1936) qu'il y ait une relation étroite entre la formation de nodosités chez les Légumineuses et les substances actives : auxines et hétéro-auxines. L'auteur a montré par la réaction du coléoptile d'avoine, la présence d'auxine dans les nodosités produites par *Rhizobium leguminosarum*.

8° Germination et auxines.

D'après Cholodny, la yarovisation, amenant une accélération du développement des graines, provoquerait une augmentation de la concentration de substance active dans l'embryon. Une macération de grains de blé, de riz ou d'avoine pendant 24 heures dans des solutions d'hétéro-auxine (acide β-indol acétique à la concentration de 1 à 2 mgr. pour 10 cc. d'eau) ou d'extrait d'albumen de Maïs riche en blastanine (probablement identique à l'auxine de Kögl) révéla une action accélératrice sur la croissance et sur la floraison par rapport au témoin.

Ainsi, germination et hormone de croissance sont étroitement liées.

9° Auxines, hétéro-auxines et morphogénèse.

Des plantes de même espèce présentent des différences quant à leur morphologie.

Certains travaux ont révélé des teneurs en auxine différentes dans les organes où s'observent ces variations. *Pisum sativum* (De Haan et Gorter, 1934) ; *Vicia Faba* (Van Overbeck, 1935) ; *Epilobium hirsutum* et *E. parviflorum* (Leeman, 1936) ; *Aster* (Delisle, 1937).

Peu de résultats obtenus jusqu'à ce jour concernant les hétéro-auxines comme facteur de la morphogénèse. Seuls, Dostal et Hosek (1936-1937) montrèrent que des applications de lanoline contenant 0,5 % d'acide β-indol acétique, faites sur les sections ou les épidermes de boutures de *Circoea* pouvaient changer l'évolution de certains bourgeons. Alors que normalement les boutures des nœuds supé-

rieurs donnent des pousses florifères et les boutures des nœuds inférieurs des stolons, après le traitement à l'hormone les auteurs obtiennent dans le premier cas des stolons et dans le second cas des pousses feuillées.

Ainsi, nous voyons que les auxines et les hétéro-auxines si différentes quant à leur nature chimique, sont identiques au point de vue actions physiologiques. Nous ne devons plus considérer les résultats obtenus avec les hétéro-auxines comme de simples essais pharmacodynamiques, d'autant plus qu'à l'heure actuelle, nous sommes à peu près certains de l'existence de ces substances chez les plantes supérieures. Leurs concentrations seraient d'ailleurs assez élevées (environ 10^{-5} du poids de matière sèche) : Joseph LEFÈVRE (1938).

Nous ne pouvons terminer notre historique sans mentionner très brièvement d'ailleurs, les actions que possèdent certaines substances de croissance, autres que les auxines et les hétéro-auxines, sur la plante : bios et vitamine B_1. Il nous paraît utile également de mentionner les diverses hypothèses relatives aux substances organo-formatives : rhizocaline, caulocaline et phyllocaline.

Bios

Longtemps on avait cru que leur action ne se manifestait que sur la multiplication des levures, mais quelques expériences ont montré la sensibilité des plantes supérieures à ces substances : LAIRD, KÖGL (1936), KÖGL et TONNIS (1934) ont retiré de l'œuf de poule le « bios 2 » ou biotine, existant à l'état de traces dans la nature. La biotine est un facteur de croissance du même ordre d'activité que les auxines et les hétéro-auxines : KÖGL (1936) a montré que cette substance stimulait la croissance des plantules de pois. Le « bios 2 » provoque comme les hétéro-auxines un renflement de l'hypocotyle du trèfle et la multiplication des cellules de *Phaseolus vulgaris* (LAIRD).

Vitamine B_1

ROBBINS (1937) a montré que des pointes de racines excisées de tomates peuvent croître indéfiniment en milieu synthétique

contenant eau, oxygène, glucide, sels minéraux de cendres de levure et vitamine B_1.

Substances organo-formatives hypothétiques

A la suite des travaux de divers auteurs, Bouillenne et Went (1933), Bouillenne et Prevot (1934), Bouillenne (1938), fut émise l'hypothèse que des substances « organoformatives » orienteraient les mitoses vers la différenciation de racines ou de bourgeons. Après avoir admis que la caulocaline prendrait naissance dans les racines, cette hypothèse dut être abandonnée à la suite des travaux de P. Chouard (1938) et de Prevot (1938) qui obtinrent des bourgeons en l'absence de racines lors du bouturage de lambeaux de feuilles. La rhizocaline serait formée dans les feuilles adultes par photosynthèse et serait transportée par le liber dans le pétiole et la tige suivant une direction basipète irréversible. Cette substance ne subissant pas sensiblement l'action de la pesanteur disparaîtrait dès l'arrêt de la photosynthèse.

Les travaux entrepris jusqu'alors n'ont pas permis d'isoler ces substances. En 1934, Went et Thimann avaient cru avoir isolé la rhizocaline, mais la substance qu'ils avaient obtenue n'était que l'auxine de Kögl.

ÉTUDE DU COLÉOPTILE D'AVOINE

Il nous paraît indispensable de décrire brièvement le coléoptile d'avoine ; cet organe-test à cause de son intérêt pour l'étude des facteurs de croissance mérite une mention particulière.

Coléoptile d'avoine.

Le coléoptile est une gaine surmontant le mésocotyle et enveloppant la première feuille, pendant les premiers jours du développement de l'embryon.

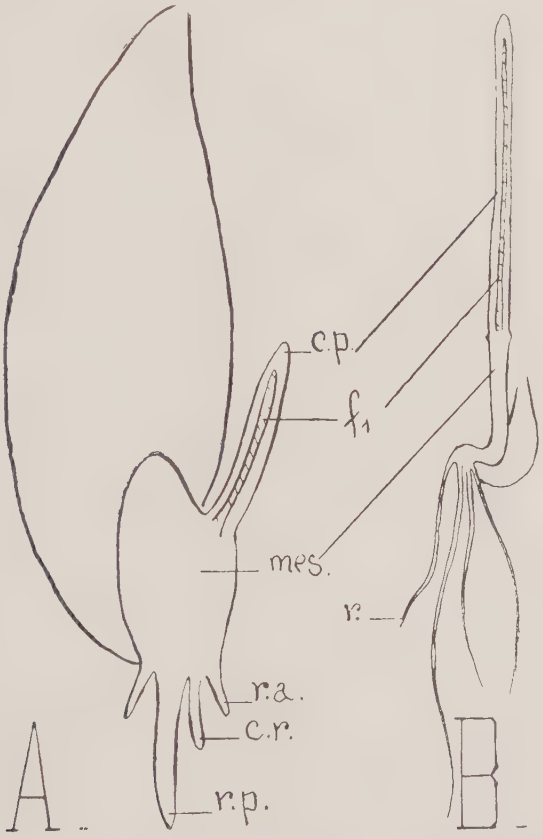


Fig. 7. — A. Embryon d'avoine : *cp*) coléoptile, *f*1) première feuille, *mes*) mésocotyle, *c.r.*) coléorhize, *rp*) racine primaire, *ra*) racine adventive.
B. Plantule : *mes*) mésocotyle, *r*) racines, *cp*) coléoptile, *f*1) première feuille.

Le coléoptile a la forme d'un cylindre sensiblement aplati. Légèrement au-dessous du sommet conique, un pore permet le passage de la première feuille lorsque la croissance du coléoptile est terminée. La longueur du coléoptile lorsqu'il a poussé à l'obscurité varie de 50 à 65 millimètres. La croissance du coléoptile est terminée en moyenne le 5e jour de la germination lorsque la température du milieu est de 25-26°C. Sous la lumière solaire ou sous la lumière artificielle le coléoptile est nettement plus court : la longueur varie de 28 à 49 millimètres. (25-26°C). A partir d'un certain moment il n'y a plus de multiplication cellulaire, il n'y a seulement que le grandissement cellulaire des cellules formées à l'extrémité apicale du coléoptile.

La section transversale du coléoptile est légèrement elliptique. Deux assises cellulaires, extérieure et intérieure, déterminent un

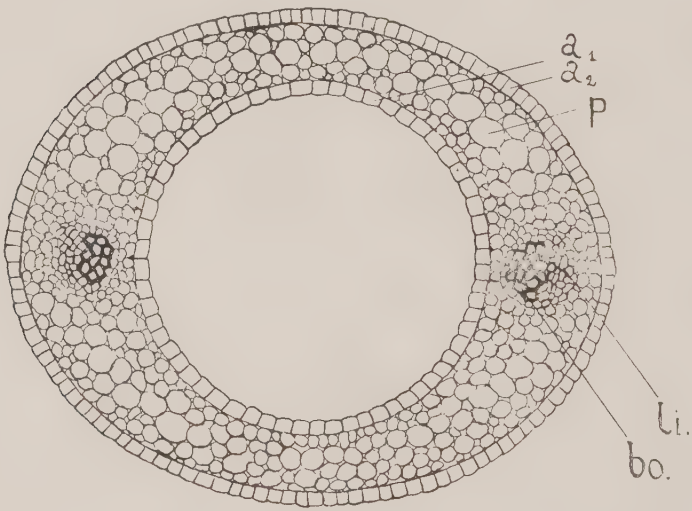


Fig. 8. — Coupe transversale d'un coléoptile d'avoine — a_1. assise épidermique interne ; a_2. assise épidermique externe ; *bo.* bois ; *li.* liber ; *p.* parenchyme.

manchon comblé par du tissu parenchymateux dans lequel on distingue deux réseaux vasculaires diamétralement opposés et situés dans un plan perpendiculaire au plan de symétrie de la plantule.

En section longitudinale le coléoptile montre des cellules iso-diamétriques au sommet, pour devenir ensuite beaucoup plus

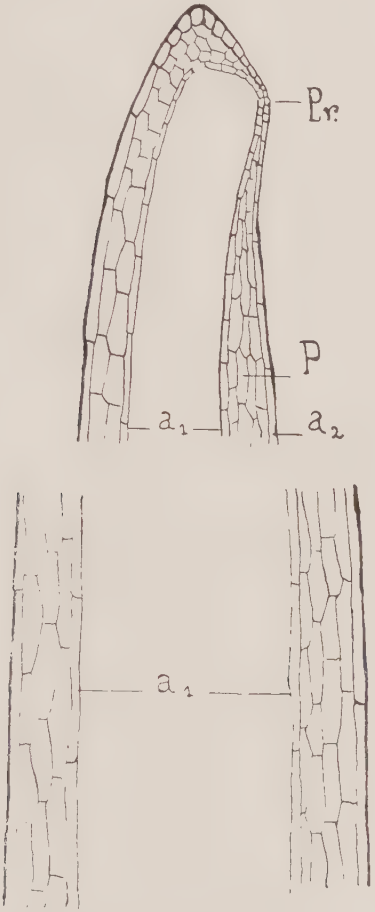


Fig. 9. — Coupe longitudinale d'un coléoptile d'avoine.— a_1 assise épidermique interne ; a_2 assise épidermique externe ; *pr.* pore ; *p.* parenchyme.

longues que larges, à mesure que l'on s'éloigne de la pointe. Les cellules épidermiques sont très longues ; leur longueur égale de 4 à 5 fois celle des cellules parenchymateuses.

RECHERCHES PERSONNELLES

I. *ALLONGEMENT ET ÉLARGISSEMENT CELLULAIRES. CIRCULATION POLARISÉE DE L'HÉTÉRO-AUXINE.*

Des applications d'hétéro-auxine dans de la lanoline (à raison de 20 milligrammes d'acide β-indol acétique par gramme de lanoline) produisent sur les membranes cellulaires de divers tissus des effets différents :

a) allongement cellulaire : (coléoptiles : Avoine, Maïs ; hypocotyle : Melon).

b) élargissement cellulaire : (hypocotyles : Melon, Courge ; tigelle, Pois).

1° **Allongement cellulaire**.

Coléoptile : Avoine-Maïs.

Après décapitation de coléoptiles d'avoine on fait une application annulaire de pâte à la lanoline contenant l'hétéro-auxine.

Fig. 10.— Plantule d'avoine : 1, 2, 3 et 4 différentes régions du coléoptile où portèrent les applications de pâte à l'hétéro-auxine.

L'application peut porter en divers endroits du coléoptile : autour de la partie sectionnée (1), légèrement au-dessous de cette extrémité (2), sur la région d'allongement cellulaire (3), ou à la base du coléoptile (4).

On constate dans les 3 premiers cas un allongement exagéré de la gaine par rapport à la première feuille. Pour le quatrième mode d'application et chez les témoins (lanoline sans hétéro-auxine) on constate que la croissance du coléoptile et de la première feuille sont sensiblement les mêmes : la circulation de l'hétéro-auxine est donc bien polarisée.

Au début de l'expérimentation, la distance séparant la pointe de la feuille du sommet sectionné du coléoptile est sensiblement la même pour le témoin et pour la plantule traitée à l'hétéro-auxine. Par suite de l'action de l'hormone de croissance sur les cellules en voie d'allongement cette distance ne fait qu'augmenter pour la plantule traitée (évaluation en millimètres).

DURÉE ÉCOULÉE EN HEURES DEPUIS LE DÉBUT DE L'APPLICATION.	TÉMOIN (1)	TÉMOIN (2)	PLANTULE TRAITÉE (1)	PLANTULE TRAITÉE (2)
0	24	0,2	21	0,2
1	25	1	22	1
4	26	0,2	30	5
7	27	0,1	34	8
23	33	0,1	48	17

Développement du coléoptile d'une plantule témoin et d'une plantule traitée à l'acide β-indol-acétique (0,20 mgr. par gramme de lanoline).

Malgré l'addition de très fortes doses d'hétéro-auxine à la lanoline (jusqu'à 100 mgr. d'acide β-indol-acétique, par gramme de

(1) Longueur totale du coléoptile.

(2) Distance séparant la pointe de la feuille du sommet du coléoptile décapité.

lanoline) nous n'avons jamais observé d'élargissement cellulaire sur le coléoptile d'Avoine par application de lanoline contenant l'hormone.

Nous avons également expérimenté sur le coléoptile de Maïs et nous avons observé le même effet de l'hétéro-auxine.

2° *Hypocotyle* : *Cucumis Melo.*

Des doses plus faibles d'hétéro-auxine (0,025 mgr. par gramme de lanoline) produisent, de même que l'auxine, l'allongement cellulaire de l'hypocotyle de *Cucumis Melo.* Nous avons appliqué latéralement sur la zone d'allongement de l'hypocotyle, de la lanoline contenant de l'hétéro-auxine (acide β-indol acétique). Nous avons constaté la formation d'une courbure de l'hypocotyle se faisant du côté opposé à l'application. L'hormone de croissance diffusant transversalement a superposé son action à celle de l'auxine diffusant longitudinalement, le résultat final s'est traduit par un excès d'allongement des membranes cellulaires du côté de l'application de l'hétéro-auxine.

En résumé, l'allongement cellulaire constaté sur les coléoptiles d'avoine et de maïs ainsi que sur l'hypocotyle de melon est dû à l'action de l'hétéro-auxine (ac. β-indol acétique) dont la circulation polarisée s'effectue longitudinalement en direction basipète et transversalement de la surface latérale vers le centre de l'organe.

2° **Elargissement cellulaire.**

A la dose qui provoque, sur le coléoptile d'avoine ou de maïs, un allongement des membranes cellulaires, nous avons obtenu un élargissement de certains organes : hypocotyles (*Cucumis Melo*, *Cucurbita Pepo*), tigelle (*Pisum sativum*).

a) Hypocotyle : *Cucumis Melo.*

Nous avons appliqué l'hétéro-auxine dissoute dans la lanoline soit sur la partie terminale des cotylédons (1), soit autour de la zone de croissance (2), soit à la base de l'hypocotyle (3), d'une germination de melon âgée de 4 jours et se développant à l'obscurité dans une étuve dont la température constante est égale à 26°, l'état hygrométrique variant entre 65 et 70%.

Fig. 11. — Plantule de *Cucumis Melo*. Différentes régions de l'hypocotyle où portèrent les applications de pâte à l'hétéro-auxine.

L'hétéro-auxine diffuse parallèlement à l'axe de l'hypocotyle (sens normal de la diffusion des substances de croissance) lorsque l'application est faite sur les cotylédons et perpendiculairement à cet axe lorsque l'application porte autour de la zone de croissance ou autour de la base de l'hypocotyle. Pour les deux premiers modes d'application nous avons observé, tout d'abord, un ralentissement de la croissance de l'hypocotyle, puis le 3e jour du traitement un fort gonflement de la région d'allongement. L'hypocotyle prend ainsi la forme d'une outre ou d'une poire et arrive à mesurer de 4 à 5 millimètres de diamètre au lieu de 1,5 à 2 millimètres chez les plantules témoins n'ayant reçu que de la lanoline pure (A). Si on supprime l'action de l'hétéro-auxine la croissance reprend normalement et les nouveaux tissus formés ne montrent plus d'élargissement (B).

Fig. 12. — Action d'une hétéro-auxine sur l'hypocotyle de *Cucumis Melo*. *T*. témoin — *A*. élargissement (*e*) de l'hypocotyle soumis à l'action de l'hétéro-auxine. — B. la tubérisation de l'hypocotyle disparaît lorsque cesse l'action de l'hormone.

Cet élargissement se manifeste sur toutes les cellules épidermiques, parenchymateuses, libériennes, ligneuses et médullaires.

Quelques coupes transversales et longitudinales faites dans l'hypocotyle montreront l'effet de l'hormone de croissance.

Coupes longitudinales,

Des coupes faites au niveau de la moelle montrent que les jeunes cellules qui ont originairement de 40 μ environ de côté pour acquérir normalement les dimensions de 55 μ de large sur 120 μ de long, deviennent, après traitement à l'acide β-indol-acétique des cellules de 110 μ à 120 μ de large sur 180 μ à 200 μ de long.

Coupes transversales.

Au même grossissement (×440) on compte en moyenne de 8 à 10 cellules pour le témoin (moelle) et de 4 à 5 cellules dans la région correspondante de l'hypocotyle soumis à l'action de l'hétéro-auxine.

Il s'agit bien d'un élargissement cellulaire se faisant au détriment de l'allongement.

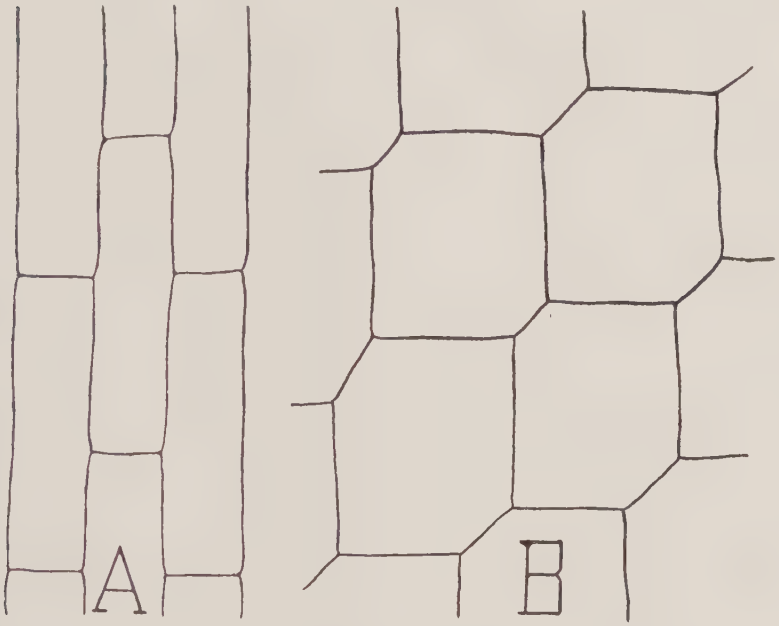


Fig. 13. — Coupes longitudinales de l'hypocotyle de *Cucumis Melo* : A, cellules d'une plantule témoin ; B, cellules d'une plantule ayant subi l'action d'une hétéro-auxine dans une région correspondante.

b) Hypocotyle : *Cucurbita Pepo*.

La section de l'hypocotyle de *C. melo* est circulaire, celle de *C. Pepo* est elliptique par suite d'un aplatissement se faisant suivant un plan parallèle aux cotylédons. Dans ce cas, l'élargissement cellulaire se fera surtout suivant le grand diamètre de l'ellipse, ce qui amènera l'éclatement et le partage de l'hypocotyle suivant le petit diamètre.

Les coupes longitudinales et transversales ont montré que les cellules des plantules des témoins mesurent de 70 μ à 85 μ de large et de 310 μ à 380 μ de long, alors que les cellules de la région correspondante des plantules traitées par l'acide β-indolacétique mesurent de 200 μ à 230 μ de large et de 210 μ à 250 μ de longueur.

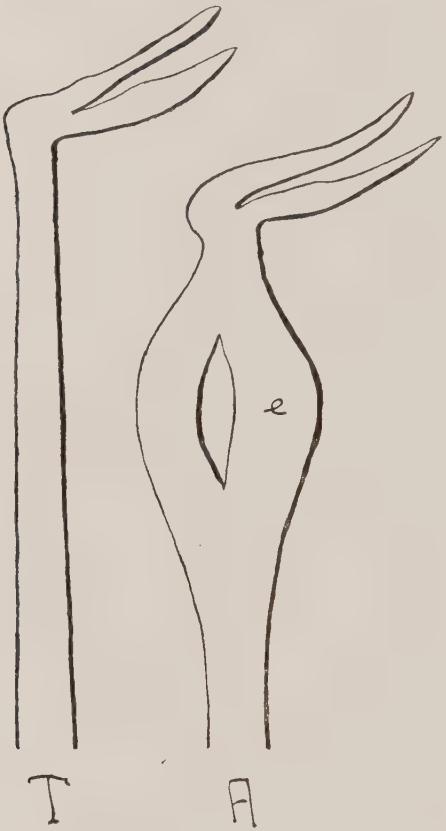


Fig. 14.— Plantules de *Cucurbita Pepo* ; *T*, plantule témoin ; *A*, plantule ayant subi l'action d'une hétéro-auxine (*e*, éclatement de l'hypocotyle).

c) Tigelle : *Pisum sativum.*

Dans nos expériences nous utilisons la variété de Pois express Alaska.

Des applications de lanoline pure et additionnée d'hétéro-auxine sont faites sur diverses régions de la plantule : bourgeon terminal (1), région d'allongement cellulaire (2), et, immédiatement au-dessus des cotylédons (3). Lorsque l'application est faite sur le bourgeon terminal le sens de diffusion de l'hétéro-auxine est le même que le sens normal de la diffusion de l'auxine végétale, tandis que le transport de l'hétéro-auxine est perpendiculaire à l'axe de la

tigelle quand l'application porte sur la région d'allongement cellulaire. Dans les deux premiers cas nous obtenons un élargissement de la tigelle. L'application faite près des cotylédons ne produit aucun effet sur la croissance du bourgeon terminal. La circulation de l'hétéro-auxine est donc polarisée et s'effectue du sommet de la tigelle vers les cotylédons (direction basipète).

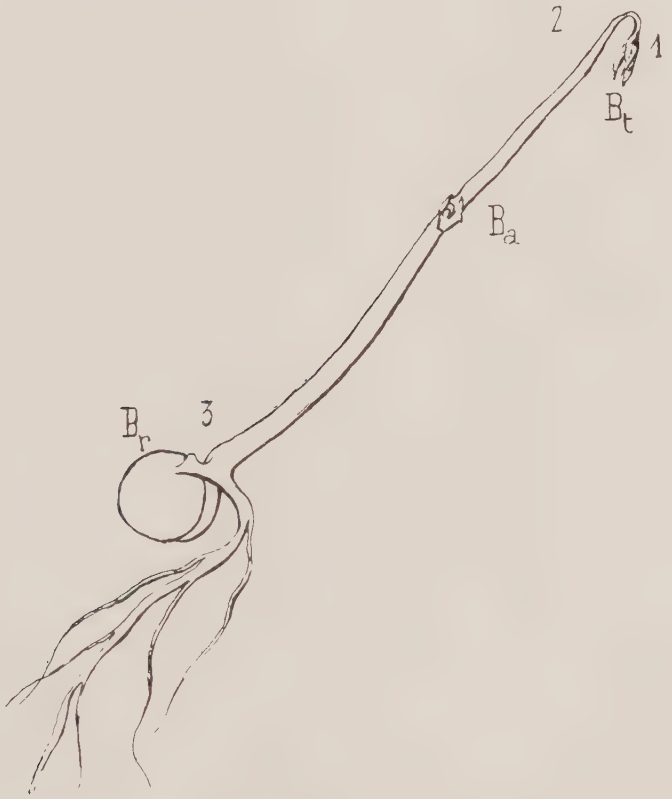


Fig. 15. — Plantule de *Pisum sativum*. *Bt*. bourgeon terminal ; *Ba*, bourgeon axillaire ; *Br*, bourgeon de remplacement.
1, 2 et 3, régions de la tigelle où portèrent les applications de la pâte à l'hétéro-auxine.

Les cellules ayant terminé leur croissance mesurent chez les plantules des témoins de 320 μ à 380 μ de long et de 80 μ à 110 μ de large, tandis que chez les plantes traitées à l'acide β-indolacétique,

les cellules de la région correspondante ont de 150 μ à 200 μ de long et de 130 μ à 180 μ de section transversale.

Nous constatons que l'hétéro-auxine appliquée à forte dose a pour effet de rendre la cellule isodiamétrique.

La plantule peut reprendre normalement sa croissance par suppression de l'influence de l'hétéro-auxine, les nouveaux tissus formés ne présentent plus de tubérisation.

Nous avons obtenu des résultats identiques avec différentes hétéro-auxines : acide β-indol propionique, acide β-indol butyrique, acide α-naphtylacétique (Planche XVII).

Des observations faites sur les cellules normales et traitées par une hétéro-auxine ne nous permirent pas d'enregistrer de différences sensibles entre les divers constituants cellulaires. Il semble, toutefois, que les noyaux des cellules ayant subi l'action de l'hétéro-auxine sont légèrement plus gros que ceux des cellules normales. Des observations nous ont permis de constater que les noyaux des cellules des plantules normales mesurent de 18 μ à 20 μ de diamètre alors que certains noyaux des cellules des plantules ayant subi l'action d'une hétéro-auxine ont de 20 μ à 25 μ de diamètre dans une région correspondante.

L'action des hétéro-auxines porte, dans les cas que nous venons d'étudier, sur la plasticité des membranes.

3° Tubérisation obtenue sans intervention expérimentale d'hétéro-auxine.

Cette tubérisation de l'extrémité de la tigelle de Pois peut s'obtenir également sans intervention expérimentale d'hétéro-auxine : l'hypertrophie constatée étant toutefois moins importante.

Pour cela, il suffit de faire germer des graines de Pois dans un cristallisoir placé à l'obscurité à une température de 30 à 32°C, l'état hygrométrique étant de 90 à 95%. Lorsque les plantules atteignent 8 à 10 centimètres de longueur on les place dans une atmosphère de 12 à 15°C. Les autres conditions expérimentales étant conservées, on constate au bout de 5 à 6 jours une tubérisation de la tigelle. Alors que normalement cette région mesure de 1,5 à 2 millimètres de diamètre, après traitement, elle arrive à mesurer de 3,5 à 4 millimètres de diamètre. Les cellules qui atteignent norma-

lement de 320 μ à 380 μ de long et de 80 μ à 110 μ de large mesurent après ce traitement physique de 170 μ à 200 μ de long et de 120 μ à 150 μ de large. Ce phénomène constant s'observe dans la proportion de 98 %.

D'après nous, cette hypertrophie serait due à un excès d'auxine se trouvant bloquée à l'extrémité de la tigelle par suite du changement brusque de milieu. Peut-être que des expériences actuellement en cours nous permettront d'éclaircir ce phénomène.

Conclusion du paragraphe

Czaja (1935) avait observé, en appliquant un anneau de lanoline contenant de l'hétéro-auxine, autour de la zone de croissance de l'hypocotyle d'Helianthus, un épaississement de l'organe au détriment de l'allongement. Cet auteur conclut, de ce fait, que l'hétéro-auxine excite le grandissement cellulaire dans le sens où elle est transportée, car, en effet, dans son expérimentation, l'hormone diffusait de la surface latérale jusqu'au centre de l'organe, perpendiculairement à l'axe de l'hypocotyle produisant ainsi une extension cellulaire transversale.

Vu la diversité du matériel sur lequel nous avons opéré, et les différentes réponses des plantules à l'influence de l'hétéro-auxine, nous conclurons que :

1° L'effet de l'hétéro-auxine ne dépend pas du sens de la diffusion. L'effet dépend de la nature des tissus stimulés, de l'espèce de plante traitée et de la concentration en hormone.

2° La diffusion de l'hétéro-auxine est polarisée et s'effectue en direction basipète.

3° La dose naturelle d'auxine diffusant longitudinalement provoque l'allongement cellulaire, de même que de très faibles doses d'hétéro-auxine diffusant transversalement par rapport à l'axe de l'organe traité. Une augmentation de la dose de substance active naturelle par apport d'hétéro-auxine produit une extension transversale des membranes cellulaires de certains organes et provoque ainsi une tubérisation de l'organe, quel que soit le sens de la diffusion.

II. *MULTIPLICATION CELLULAIRE*

Dans les divers cas que nous venons d'étudier, si nous supprimons l'action de l'hétéro-auxine, la croissance de l'organe reprend normalement. Les nouveaux tissus formés ne présentent plus de tubérisation, les dimensions de leurs cellules sont égales à celles de l'organe avant le traitement.

Si au contraire nous maintenons plus longtemps l'action de l'hormone nous observons des multiplications cellulaires à différents niveaux, le résultat final étant la formation d'un amas cellulaire.

A. ETUDE D'UN « AMAS CELLULAIRE »

Nous étudierons l'amas cellulaire obtenu à l'extrémité de la tigelle d'une plantule de Pois (*Pisum sativum*) avec une hétéro-auxine : acide β-indol acétique. Au bout de 7 à 8 jours de traitement l'activité du cambium normal commence à se manifester.

La symétrie des différentes assises cellulaires constatée sur le témoin a disparu. Cet amas cellulaire inorganisé présente des cellules géantes, hypertrophiées, provenant du parenchyme, et des massifs de cellules beaucoup plus petites résultant de la division du cambium.

Certains auteurs ont comparé ces proliférations cellulaires aux tumeurs ou « crown-galls » obtenues par des inoculations de *Bacillus tumefaciens*. Nos résultats expérimentaux ne nous permettent pas d'identifier les amas cellulaires obtenus avec les hetero-auxines à des « crown-galls » car nous n'avons pas observé les anomalies chromosomiales que certains auteurs ont observées sur ces tumeurs. Levine (1931) constata que certaines cellules des galles produites par le *Bacillus tumefaciens* sont tétraploïdes et même octoploïdes. Ces polyploïdies proviennent sans doute de mitoses sans formation des membranes cellulaires.

Krauss, Brown et Hamner (1936), Solacolu (T. et M.) et Constantinesco (1938) observèrent des cellules binuclées lors du traitement de plantules de Haricots et de *Vicia Faba* par les hétéro-auxines : acides β-indol-acétique β-indol-propionique et α-naphtyl-

acétique. En ce qui nous concerne nous n'avons pas constaté de cellules polynucleées dans les amas cellulaires obtenus, sur *Pisum sativum*, par les mêmes hormones.

Inclusions cytoplasmiques.

Après fixation au Helly et coloration à la fuchsine acide nous avons observé de curieuses dispositions des mitochondries dans les cellules géantes, alors que dans les cellules normales nous n'avons pas trouvé de dispositions semblables. Ces dispositions particulières des mitochondries sont à rapprocher de celles observées par J. Dufrénoy (1938) dans certaines cellules de *Nicotiana glauca* infectées par les virus. Ces alignements dus, d'après nous, à des courants cytoplasmiques prouveraient que les cellules hypertrophiées seraient le siège d'une grande activité. Le nombre des mitochondries nous a paru être sensiblement le même dans les cellules géantes et dans les cellules normales. (Planche XIII).

Après traitement à l'acide α–naphtylacétique, nous avons constamment remarqué dans le cytoplasme la présence d'une inclusion ayant la forme d'une aiguille colorée en rouge par la fuschine acide. Cette inclusion, que nous n'avons pas encore identifiée, ne semble pas exister normalement dans le cytoplasme.

Système vacuolaire.

Le système vacuolaire est parfois compliqué dans les cellules hypertrophiées. Certaines vacuoles présentent un aspect contourné que l'on ne retrouve pas dans les cellules normales (Planche XIII).

Cet état inorganisé peut subsister avec continuation de la multiplication cellulaire, si la dose d'hétéro–auxine est considérable (au–dessus de 15 milligrammes par gramme de lanoline) ; pour des doses plus faibles l'évolution peut se poursuivre et suivant la concentration en hormone et la durée de l'application nous pouvons obtenir, à partir de cet amas cellulaire, des néoformations de racines ou des néoformations de bourgeons. Nous examinerons successivement ces deux cas de néoformation.

B. NÉOFORMATION DE RACINES

Les hétéro-auxines sont des excitants de la néoformation des racines, aussi bien sur des boutures que sur la plante entière : Cooper (1935), Went (1935), Thimann (1935), Zimmerman et ses collaborateurs (1936).

Nous avons expérimenté sur des tigelles de *Pisum sativum* développées à l'obscurité et âgées d'une dizaine de jours environ.

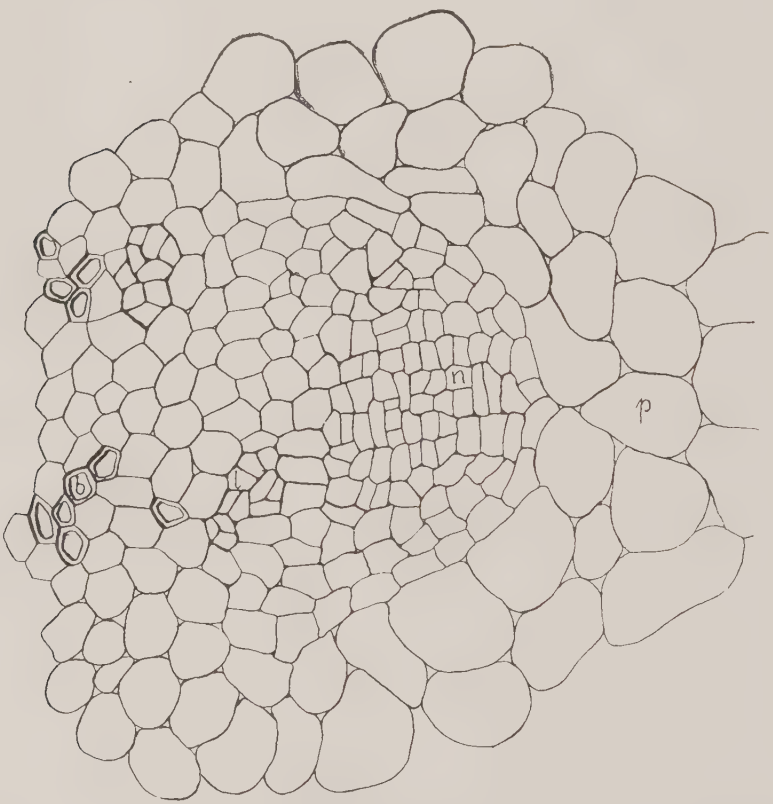


Fig. 16. — Néoformation d'une racine à l'extrémité d'une tigelle de *Pisum sativum* ayant subi l'action d'une hétéro-auxine. (Acide β-indolacétique : 10 mgr/litre): p, parenchyme ; n, néoformation d'une racine.

Nous avons fait une application de pâte à la lanoline contenant une hétéro-auxine (acide β-indol acétique, acide β-indol-propionique, acide β-indolbutyrique, et acide α-naphtylacétique), sur le bourgeon terminal. La dose d'hormone employée est de 10 milligrammes par gramme de lanoline.

Des coupes faites à divers stades de l'évolution montrèrent que des cellules endodermiques se multiplièrent dès le 7e jour du traitement puis devinrent bientôt méristématiques. Une quinzaine de jours après le début de l'application de l'hormone, apparurent de nombreuses pointes radiculaires. (Planche XXI.)

L'état d'amas cellulaire dû à l'activité du cambium et que nous avons décrit précédemment n'a pas persisté car la dose d'hormone était beaucoup moins élevée.

Les doses d'hormones que nous employons en dissolution dans la lanoline et qui sont considérables par rapport aux doses d'auxine que l'on trouve dans le végétal ne doivent pas être considérées comme non biologiques. Certains auteurs, à cause de ces différences de concentrations, ont considéré les actions obtenues avec les hétéro-auxines comme non physiologiques. Il se peut que les hétéro-auxines ne soient pas utilisables directement sous cette forme, elles peuvent fort bien être transformées suivant les besoins de la plante en substance active, même si elles sont utilisées telles, rien ne prouve que toute la dose d'hormone appliquée à la plante soit active, il nous paraît fort probable qu'au-dessus d'un certain seuil, l'excès de substance reste comme déchet.

Grâce à cette néoformation de racines obtenue sur la tigelle de pois, nous avons pu obtenir un changement de polarité beaucoup plus poussé que celui qu'il est possible d'atteindre sans le concours de substance de croissance.

C. APPLICATION DE LA NÉOFORMATION DE RACINES

1° Changement de polarité.

a) Changement de polarité sans intervention expérimentale de substance de croissance.

Nous avons vu précédemment comment se présente une plantule de Pois de 10 à 12 jours. Si nous laissons cette plantule à l'obscurité la tigelle poursuivra son développement en longueur et pourra atteindre, en ne vivant que sur les réserves de sa graine, de 30 à 40 centimètres. Les bourgeons axillaires ne se développeront pas tant que subsistera le bourgeon terminal. Si nous supprimons la pointe de la tigelle, le bourgeon axillaire situé immédiatement au-dessous se développera ; ce bourgeon venant à disparaître à son tour, le bourgeon qui le précède se développera et ainsi de suite jusqu'au dernier bourgeon axillaire. Il n'y a jamais qu'un seul bourgeon à se développer. Si le dernier bourgeon axillaire vient à disparaître, c'est l'un des deux bourgeons de remplacement (un bourgeon par cotylédon) qui évoluera. Aussitôt ce bourgeon développé il se forme un bourgeon de remplacement à côté du premier. Un système vasculaire unit les bourgeons de remplacement entre eux, de même il y a anastomose entre les faisceaux de la tige et ceux des bourgeons de remplacement ; c'est ce qui explique pourquoi l'auxine du bourgeon en voie de développement inhibe toute croissance du bourgeon qui le précède, la diffusion de l'auxine étant basipète.

La facilité de néoformation de ces bourgeons de remplacement est assez grande ; nous avons pu obtenir, par sectionnements successifs de ces bourgeons, 5 à 6 néoformations.

Mode opératoire.

Sectionnons la tigelle au-dessous du dernier bourgeon axillaire et la racine dès sa naissance, près des cotylédons. Nous constatons au bout d'une quinzaine de jours, après avoir plongé le tronçon de la tige dans l'eau, des néoformations de racines sur l'ancienne tige. Le végétal a subi une rotation de 180°. Un des bourgeons de remplacement se développe et donne une nouvelle tige.

Fig. 17. — Sens de la diffusion de l'auxine et des substances nutritives dans la plantule (*Pisum sativum*). 1, de la tige vers la graine — 2, de la graine vers la racine.

Dans la plantule primitive et dans la plantule amputée et inversée, les transports de substances entre la graine et le bourgeon et l'appareil radiculaire restent les mêmes : c'est de part et d'autre de la graine que se situent le bourgeon en croissance et l'appareil

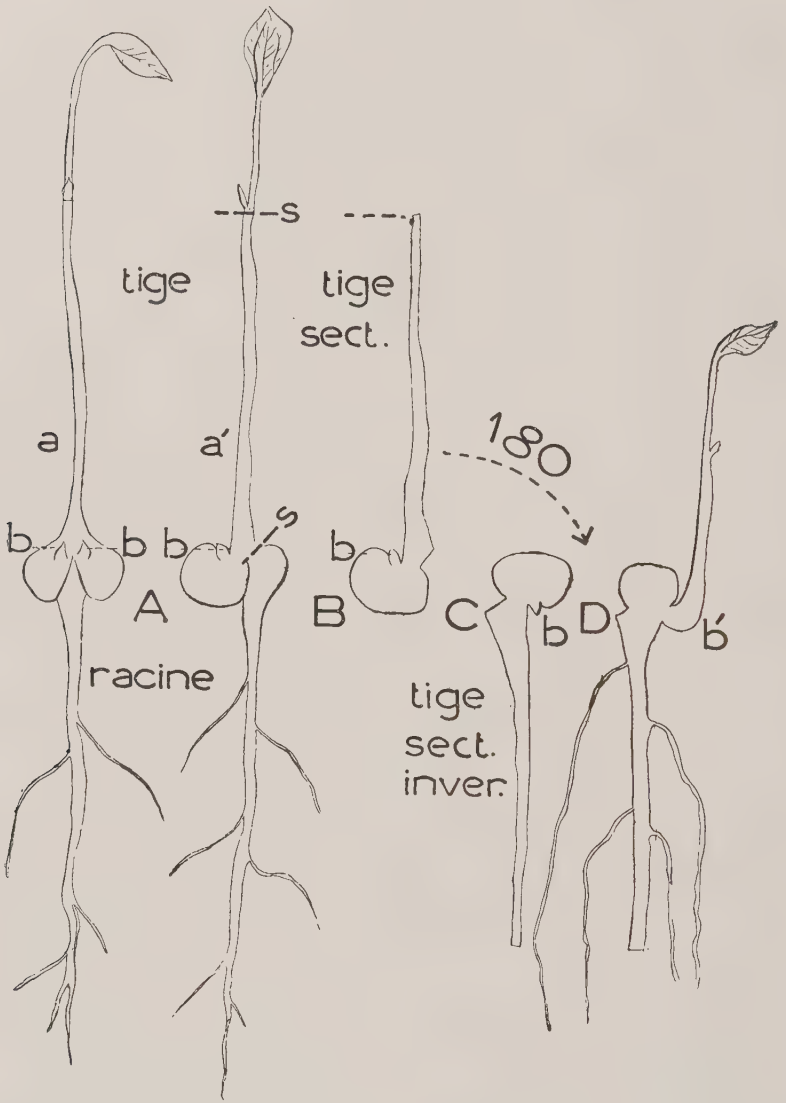


Fig. 18. — A. Plantule de pois : *a*, de face ; *a'*, de profil ; *b*, bourgeons surmontant les cotylédons ; *s*, plan de sectionnement de la tige et de la racine. B. Plantule après sectionnement. C. Plantule après retournement. D. Plantule ayant développé l'un des bourgeons (*b'*) en tige feuillée, et ayant formé des racines sur le segment de tige inversée.

radiculaire. La plantule de Pois même amputée et inversée, reste une plantule physiologiquement hypogée, c'est-à-dire avec la graine placée au point d'articulation de l'appareil à fonctions caulinaires et de l'appareil à fonctions radiculaires. C'est ce que nous exprimons en disant que le « gradient physiologique » est conservé.

Par contre, le moignon de tigelle devient physiologiquement l'appareil radiculaire, il produit des racines et fonctionne comme racine. Chez lui, la polarité de l'organogénèse, et la polarité des courants d'eau et de sève sont donc inversés (Planche XVIII).

b) Changement de polarité obtenu avec le concours expérimental d'une substance de croissance (*Hétéro-auxine* : *acide β-indol-butyrique*).

Technique opératoire

A. La lanoline contenant 10 mgr. d'hormone par gramme est appliquée sur le bourgeon terminal d'une germination de Pois (*Pisum sativum*) de 12 jours environ, développée à l'obscurité et présentant un ou deux bourgeons axillaires.

Les phénomènes observés sont :

1° Un gonflement de la région d'allongement cellulaire après 24 heures d'application : élargissement cellulaire ;

2° Une tubérisation de cette zone : nombreuses multiplications cellulaires.

3° L'apparition, vers le quinzième jour du traitement, de nombreuses pointes radiculaires dans la région tubérisée.

Pendant tout ce temps la croissance des bourgeons axillaires et de remplacement est inhibée.

B. Sectionnons la racine principale et plongeons dans l'eau la portion de la tige sur laquelle sont apparues les racines. Le végétal a subi une rotation de 180° comme précédemment.

Au bout de quelques jours nous voyons se développer un bourgeon de remplacement alors que le ou les bourgeons axillaires situés sur la tigelle, après avoir montré un début de croissance, subissent la loi de la nouvelle polarité : leur développement s'arrête. Le végétal se développe normalement mais très lentement.

Dans ce dernier cas nous avons pu obtenir grâce à une hétéro-

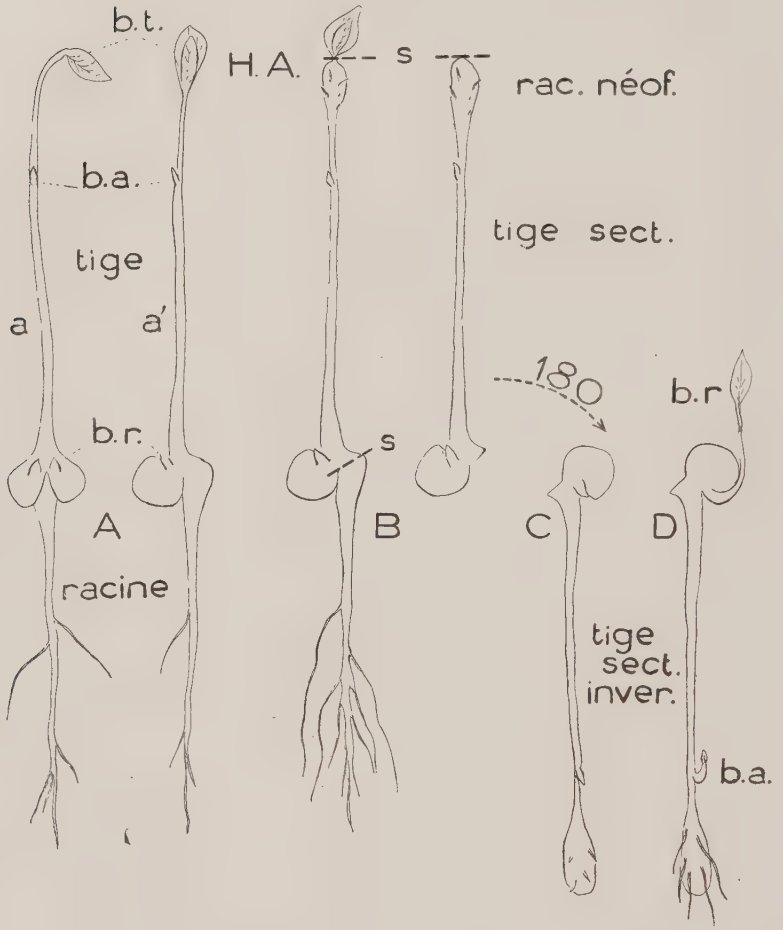


Fig. 19. — Plantule de pois : *a*, de face ; *a'*, de profil ; *bt*, bourgeon terminal, *b.a*, bourgeon axillaire ; *b.r*, bourgeon de remplacement ; *s*, plans de sectionnement de la tige et de la racine ; T, tubérisation formée sous l'action de l'hétéro-auxine (acide β-indol butyrique : 10 mgr. par gramme de lanoline) ; *rac. néof.*, racines néoformées ; C, plantule inversée ; *D*, Plantule ayant développé un bourgeon de remplacement en tige feuillée après un début de développement d'un bourgeon axillaire.

auxine (acide β-indolbutyrique) un changement de polarité beaucoup plus poussé que précédemment. Alors que normalement il nous a été impossible, du moins sur le Pois, d'observer le développement d'un bourgeon de remplacement, si un bourgeon axillaire

était en état de pouvoir se développer, nous avons réussi, avec le concours d'une substance active, à inhiber temporairement la croissance de un ou de deux bourgeons axillaires et à permettre ainsi au bourgeon de remplacement d'évoluer en une nouvelle tigelle. Nous formons l'hypothèse que la tigelle ainsi développée peut, par la production d'auxine du bourgeon terminal, inhiber la croissance des bourgeons axillaires de la tige primitive (Planche XVIII).

Conclusion du paragraphe

De ces quelques expériences nous pouvons conclure que la polarité de formation d'organes du végétal est soumise à l'action de l'auxine et que, lorsque le matériel est encore suffisamment plastique, un déséquilibre de la distribution de substance active, par apport d'hétéro-auxine, peut amener des variations qu'il est impossible d'obtenir sans intervention expérimentale. Ces faits permettent, de plus, de renforcer l'hypothèse qu'il ne faut pas considérer les essais effectués avec les hétéro-auxines comme des expériences dépourvues d'intérêt physiologique.

Nous avons noté, d'autre part, dans l'historique, que les changements et les troubles de polarité signalés par P. Chouard et Joseph Lefèvre ont été obtenus avec le concours des hétéro-auxines.

Nous venons de constater la possibilité d'obtenir des racines à un endroit particulier du végétal : zone d'allongement cellulaire de la tigelle de *Pisum sativum*. La néoformation des racines était précédée d'un état de tubérisation de l'organe. Les hétéro-auxines peuvent produire également des néoformations de racines sans pour cela que l'organe présente un aspect déformé par les proliférations cellulaires dues à l'activité du cambium : bouturage et augmentation du nombre de racines adventives sur la plante entière.

2° **Bouturage**.

Une bouture est une partie d'un végétal : rhizome, tige ou feuille. Le bouturage est un mode de multiplication végétative permettant de reproduire intégralement les caractères de la portion du végétal dont provient la bouture. L'intérêt pratique du bouturage est donc très important : on peut ainsi « créer des variétés nouvelles en fixant des variations accidentelles » (Pacottet).

La découverte de l'action stimulatrice des hétéro-auxines a permis de revenir sur la pratique et l'extension du bouturage. Jusqu'alors les essais se sont bornés à des plantes ou à des arbres tels que : *Cytisus*, *Ilex opaca*, *Pachysandra*, *Syringa*, *Taxus*... (Hitchcock et Zimmerman, 1936).

Nous avons pensé qu'il pouvait être utile d'étendre cette remarquable propriété des hétéro-auxines à diverses plantes présentant un intérêt industriel et en particulier à la vigne. Nous avons constaté un meilleur enracinement des sarments traités par ces substances en solutions aqueuses, il est donc possible par ce procédé de remédier aux difficultés de la prise de certaines boutures en augmentant le nombre de racines néoformées.

a) Étude sur la vigne.

Nous avons expérimenté sur des sarments dépourvus de feuilles et à des époques de l'année variables (printemps et automne). Les essais entrepris au printemps portèrent sur un hybride franco-américain : *Chasselas* × *Berlandieri* 41 B, et en automne sur le cépage : *Saint-Emilion*.

1° Hybride : *Chasselas* × *Berlandieri* 41 B. (Cet hybride de Millardet et de Grasset a été gracieusement mis à notre disposition par le Syndicat Viticole de Cognac).

Ce cépage est un excellent porte-greffe en particulier du *Saint-Emilion*. Il est très vigoureux dans les sols les plus secs et présente une grande résistance à la chlorose.

Mode opératoire.

Quarante boutures ont été réparties en 4 lots de 10. Chaque sarment d'environ 30 centimètres de long portait 2 nœuds.

Chaque lot trempa 24 heures dans des solutions d'hétéro-auxines de concentrations suivantes :

acide β-indolacétique : 40 milligrammes par litre.
acide β-indolbutyrique : 45 milligrammes par litre.
acide α naphtylacétique : 35 milligrammes par litre.

Les témoins trempèrent 24 heures dans l'eau ordinaire. Boutures traitées et témoins inclinés à 65° sont placés dans une caisse renfermant de la sciure de bois. Le tout est maintenu humide et à l'obscurité dans une étuve dont la température constante est égale à 25° C.

Au bout de 3 semaines environ, nous avons constaté des néoformations de racines très importantes sur les boutures traitées par les acides β-indol-butyrique et α-naphtylacétique. Le nombre de racines néoformées après traitement à l'acide β-indol acétique fut beaucoup moins élevé qu'avec les autres hormones, mais encore très supérieur à celui des témoins.

Fig. 20. — Néorformations de racines sur un sarment de vigne (Saint-Emilion) traité par l'acide β-indol-butyrique (45 mgr. litre) ; *s*, sarment — *r*, racines néoformées sur le sarment.

Dans chaque série de lots la bouture présentant le plus grand nombre de racines a donné :

Témoin	3	racines.
Acide β-indol acétique	10	—
Acide α-naphtylacétique	25	—
Acide β-indolbutyrique	34	—

Nous citons ces chiffres à titre d'indication n'ayant pu faire la critique statistique des résultats numériques.

Les racines néoformées étaient disposées en ligne et non distribuées au hasard.

2° Cépage : *Saint-Emilion*.

Le *Saint-Emilion* (*Ugni blanc*) est généralement greffé sur un hybride : *Vitis vinifera* × *V. Berlandieri* (*Chasselas* × *Berlandieri* 41 *B*). Ce cépage très répandu dans les vignobles des Charentes donne un vin titrant de 10 à 12° d'alcool.

Le matériel sur lequel nous avons expérimenté doit être étudié avec la collaboration d'Olmo, professeur de Viticulture à Davis (Université de Californie).

Technique opératoire

Les sarments dépourvus de feuilles et provenant de la même souche sont distribués en 2 lots : lot témoin et lot traité par une solution aqueuse contenant 160 milligrammes d'acide α-naphtylacétique par litre.

Après 24 heures de trempage les boutures disposées comme précédemment dans la sciure de bois sont maintenues humides et à l'obscurité dans une étuve dont la température est de 25° C.

Au bout de 3 semaines nous avons constaté des néoformations de racines uniquement sur les boutures traitées par la substance de croissance. Afin d'activer la croissance des racines néoformées nous avons procédé à leur trempage pendant 9 heures dans une solution de vitamine B_1 (1.000 U.I. dans 100 cc. d'eau). Robbins (1937), Thimann (1937), ont montré en effet, l'action stimulante de la vitamine B_1 sur la croissance des racines excisées cultivées en milieu synthétique.

Au bout de deux mois les témoins n'avaient encore montré aucun enracinement, tandis que les boutures traitées à l'hormone possédaient des racines développées (Planche XIX).

Des études entreprises au printemps suivant (1939) sur des sarments du cépage *Saint-Emilion*, montrèrent encore un très net enracinement des boutures traitées par l'acide α-naphtylacétique. De plus, le débourrage des bourgeons fut bientôt suivi du développement de pousses feuillées (Planche XX).

Etude cytologique des racines néoformées.

Nous nous sommes proposé de voir si les racines néoformées ne présentaient pas d'anomalies chromosomiales.

Après fixation au Helly de pointes de racines et coloration au violet de gentiane de Newton ou à l'hématoxyline ferrique de Heidenhain, nous avons constaté sur de nombreuses figures de mitoses la diploïdie des cellules. Les cellules normales diploïdes ont 38 chromosomes, d'après nos observations nous avons compté 34 chromosomes (Planche XIV).

Les chromosomes de vigne extrêmement petits sont portés sur des fuseaux achromatiques très visibles. L'orientation des mitoses est variable : parallèlement, perpendiculairement ou obliquement par rapport à l'axe longitudinal de la racine. Dans les anaphases, entre les chromosomes non encore fusionnés nous avons observé des grains de cellulose qui formeront la nouvelle cloison cellulaire. La membrane commence donc à se former, dans la vigne, au centre de la cellule pour gagner ensuite les parois latérales. (Planche XV).

b) Etude sur le tabac.

Les plantes normales peuvent se reproduire par les graines, mais les hybrides infertiles n'ont que le bouturage comme seul moyen de multiplication végétative. Il nous a paru intéressant d'appliquer l'action stimulante des hétéro-auxines dans la néoformation des racines à certaines boutures d'hybrides de tabac, gracieusement mises à notre disposition par M. Gisquet, Directeur de l'Institut expérimental des tabacs de Bergerac.

Déjà Zimmerman et Hitchcock (1933) avaient obtenu des néoformations de racines adventives sur des tiges de nombreuses plantes entières et en particulier sur *Nicotiana tabacum*, par addition d'éthylène (0,1%) ou d'acétylène (0,25%) à l'atmosphère où se développaient les plantes.

Malgré l'époque défavorable de l'année (Septembre) au moment

où la plante a presque terminé son évolution (tabac plante annuelle), nous avons obtenu sur des boutures de l'hybride : (*Nicotiana Glauca* × *Langsdorfii*) de nombreuses néoformations radiculaires par un traitement à l'acide α-naphtylacétique. Dans les mêmes conditions expérimentales les témoins n'ont montré aucun enracinement.

Mode opératoire

Nous avons prélevé des boutures (portions de tiges feuillées et feuilles isolées) sur divers hybrides *N. Glauca* × *Langsdorfii*.

Après un trempage de 24 heures dans diverses solutions d'hormone à différentes concentrations (20, 40, 80 et 160 milligrammes par litre), nous avons plongé l'extrémité basale des tiges feuillées dans l'eau que nous renouvelions journellement afin d'éviter toute infection bactérienne du milieu de culture. Les feuilles étaient placées sur papier buvard maintenu humide. Pendant toute la durée de l'expérience la température du milieu a été de 25° C.

Au bout de 15 jours nous avons constaté des néoformations de racines sur certaines boutures traitées et non sur les témoins. La dose la plus active pour obtenir l'enracinement a été celle de 160 milligrammes par litre d'acide α-naphtylacétique. Les racines néoformées étaient disposées régulièrement en files. A la fin de l'exposé une photographie permettra de se rendre compte de l'enracinement d'une bouture de l'hybride (*N. Glauca* × *Langsdorfii*) après 3 semaines. Nous n'avons observé aucune néoformation de racines ou de bourgeons sur les feuilles isolées ayant subi ou non le traitement ; seules les boutures de tiges traitées ont donné un résultat positif (Planche XIX).

Conclusion du paragraphe

Les hétéro-auxines grâce à leur action stimulante sur la néoformation des racines permettent donc d'envisager leur emploi pour le bouturage des plants de vigne qui normalement racinent mal. Depuis nos premiers essais, divers auteurs confirmèrent nos résultats, notamment sur l'hybride : *Chasselas* × *Berlandieri* 41 B.

3° **Augmentation du nombre de racines.**

Dans ce qui précède, concernant le bouturage nous avons constaté l'action stimulatrice des hétéro-auxines sur la néoformation des racines à partir de tiges. Nous étudierons maintenant les néoformations de racines sur racines et ici deux cas se présentent :

a) augmentation du nombre de racines adventives.

b) néoformation de racines sur racines normalement simples.

a) Augmentation du nombre de racines adventives.

Nous n'insisterons pas sur ce premier cas, devenu maintenant assez bien connu, nous ne ferons que mentionner rapidement nos résultats.

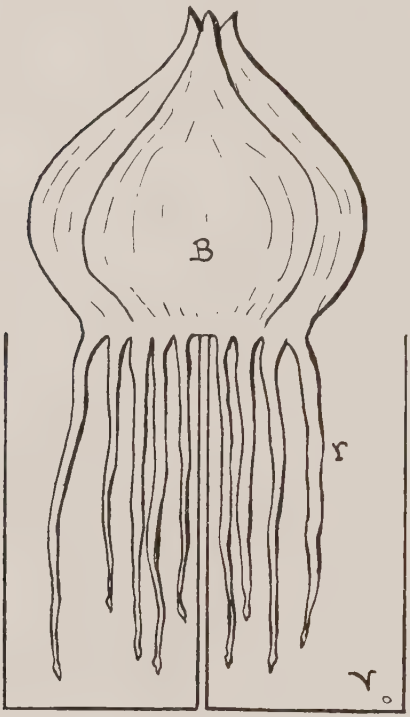
La racine des plantules de pois (*Pisum sativum*) âgée de 3 jours est mise à tremper pendant 1 heure dans une solution aqueuse d'acide α-naphtylacétique ou d'acide β-indol acétique. (160 milligrammes par litre). Après un lavage rapide les plantules sont placées la racine dans l'eau. Au bout de 5 jours nous avons constaté que les racines adventives des plantules traitées étaient sensiblement plus nombreuses que celles des témoins.

	Nombre de racines adventives (en moyenne).	Augmentation.
Témoins.....	9,2 ± 0,2	
Plantule traitée	12,5 ± 0,2	3,3

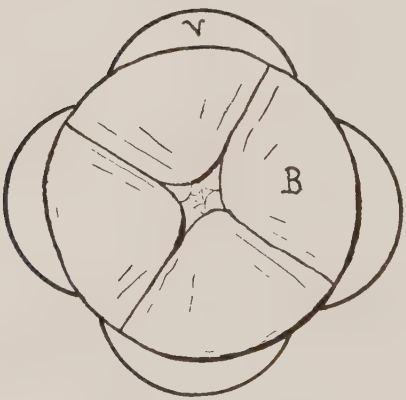
Il faut toutefois noter que la racine principale est légèrement plus courte sur les plantules ayant subi le traitement aux hétéro-auxines.

b) Néoformation des racines sur racines simples.

Nous nous sommes demandé si les hétéro-auxines pouvaient produire une néoformation de racines sur des racines normalement simples. Nous avons expérimenté sur la Jacinthe dont les bulbes présentent une couronne de racines simples.



Elévation



Plan

Fig. 21. — Dispositif expérimental pour la néoformation de racines sur des racines de Jacinthe. *B*, bulbe de Jacinthe ; *v*, vases contenant des solutions aqueuses d'hétéro-auxines ; *r*, racines.

Mode opératoire

Des bulbes de Jacinthe sont placés la partie basale dans l'eau. Lorsque les racines ont atteint environ 4 centimètres de longueur, les bulbes sont disposés de manière que les racines soient réparties en 4 lots : (un lot témoin et 3 lots recevant une solution aqueuse d'hétéro-auxine (5 milligrammes par litre).

Le traitement a duré 5 jours. Nous avons constaté le ralentissement de la croissance et un fort gonflement de la pointe des racines traitées : les racines toujours séparées en 4 lots sont replacées dans des vases contenant de l'eau ordinaire. Au bout de 20 jours nous avons observé sur les racines traitées des néoformations de racines ; la pointe de la racine principale n'était nullement détruite par le traitement car elle continuait à se développer, et les nouveaux tissus formés ne présentaient plus d'élargissement.

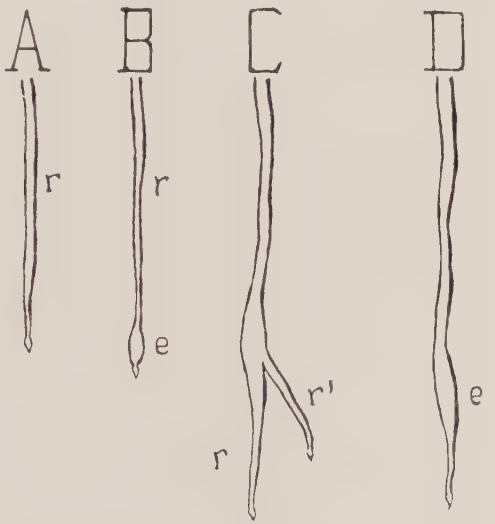


Fig. 22. — Racines de Jacinthe : *A*, racine avant le traitement ; *B*, racine après 24 heures de traitement ; *C*, racine un mois après le traitement ; *r* (racine principale) *r'* (racine néoformée). *D*, racine ayant subi l'action d'une hétéro-auxine ; *e* (élargissement). La croissance est redevenue normale.

Nous nous sommes demandé si ces racines néoformées étaient différentes des racines normales. Des observations de préparations

fixées au Helly et colorées de violet de gentiane ou à l'hématoxyline ferrique nous permirent de constater la diploïdie des cellules aussi bien sur la racine normale que sur les racines néoformées (20 chromosomes) (Planche XVI).

A la suite des observations cytologiques faites sur différents tissus nous allons établir brièvement un parallèle entre les actions des hétéro-auxines et d'un alcaloïde, la colchicine, sur les phénoménes caryocinétiques.

Phénomènes caryocinétiques — Hétéro-auxines et colchicine.

Les travaux de Dustin (1934), Blakeslee (1937), Lefèvre (J.) (1938), Gavaudan (P. et N.) (1938) et de Mangenot (1938-1939) ont montré que la colchicine paralyse le fonctionnement du fuseau caryocinétique, ce qui empêche la division et la prolifération cellulaires et amène la polyploïdie des cellules.

La cellule demeure vivante, sa structure n'est pas altérée et le métabolisme général ne subit aucun trouble profond.

La colchicine produit également une fragmentation du noyau ou stathmocinèse et indépendamment de cette fragmentation, une augmentation du volume nucléaire peut s'observer dans les ébauches radicellaires de l'*Allium Cepa*. Ces noyaux volumineux atteignant de 100 à 150 μ au lieu de 10 à 15 μ normalement, entrent en prophase et forment un nombre considérable de chromosomes. Puis à la suite d'une dégénérescence ces chromosomes forment des plages irrégulières (Mangenot, 1939).

Nos observations sur différents tissus traités par diverses hétéro-auxines ne nous révèlent aucune anomalie chromosomiale. Les hétéro-auxines ne produiraient, d'après nous, aucun trouble caryocinétique profond.

Levine (1930) avait constaté sur des galles produites par injections du *Bacillus tumefaciens* dans des feuilles de *Beta vulgaris* des cellules tétraploïdes et même octoploïdes. D'après nous l'indol β-acétique produit par le *Bacillus tumefaciens* exciterait les divisions nucléaires au même titre que les hétéro-auxines, mais par suite de l'infection de la cellule par la bactérie les mitoses ne s'effectueraient pas normalement ce qui amènerait les anomalies : polyploïdie des cellules. Il se pourrait également que la bactérie agisse en sécrétant

une toxine qui paralyserait l'activité de la cellule et empêcherait les cloisons cellulaires de se former.

Conclusion du paragraphe

Vu l'action stimulante des hétéro-auxines dans les néoformations de racines on pourrait peut-être entrevoir un rapport entre les ramifications des racines et leur teneur en auxines. Certains auteurs : Leeman (1936), Delisle (1937) ont montré que la ramification des branches chez des plantes d'espèces voisines résultait de teneurs en auxines différentes.

D. NÉOFORMATION DE BOURGEONS

Jusqu'alors, il semblait un fait avéré que les hétéro-auxines, stimulatrices de la néoformation de racines, inhibaient le développement des bourgeons. Nous avons nous-mêmes constaté cette propriété lors du changement de polarité obtenu avec le concours de ces hormones. Seuls, Vegis (1937) et Beal (1937) avaient trouvé que les hétéro-auxines pouvaient réveiller dans certains cas, l'activité de certains bourgeons dormants : bulbilles de *Lis* et de tubercules de *Stratiotes*. Bien antérieurement, Denny et Stanton (1928) avaient constaté que lors du traitement de branches de *Lilas* par l'acétylène, les bourgeons dormants se développaient bien avant ceux qui n'avaient pas été traités. Lors du changement de la polarité du bouturage de certaines feuilles, P. Chouard a obtenu simultanément ou séparément des racines et des bourgeons en variant certaines conditions expérimentales : concentration en hormone, durée du traitement.

Recherches personnelles.

Nous avons vu que les amas cellulaires produits à l'extrémité de la tigelle de *Pisum sativum* par diverses hétéro-auxines, peuvent évoluer et produire des néoformations de racines. En expérimentant dans les mêmes conditions (température, humidité, obscurité) la dose d'hétéro-auxine étant toutefois moins forte, nous avons obtenu, à partir de ces amas cellulaires, non plus des néoformations de racines, mais des néoformations de bourgeons, au printemps : (avril, mai).

Mode opératoire

Sur le bourgeon terminal de plantules de pois âgées de 10 jours environ et venues à l'obscurité, nous avons fait des applications de pâte à la lanoline contenant 2 milligrammes d'acide β-indol acétique par gramme de lanoline. En maintenant ces plantules dans l'étuve à température constante et égale à 26° C, l'état hygrométrique variant de 65 à 70%, nous avons observé l'hypertrophie de la région terminale de la tigelle, caractéristique de l'action des substances de croissance. L'aspect de la partie tubérisée est le même que celui

déjà étudié précédemment. Des coupes transversales faites dans la partie hypertrophiée nous révèlent l'activité de l'assise sous-épidermique en certains points. Les produits des multiplications cellulaires donneront des tissus méristématiques, ébauches des nouvelles tigelles.

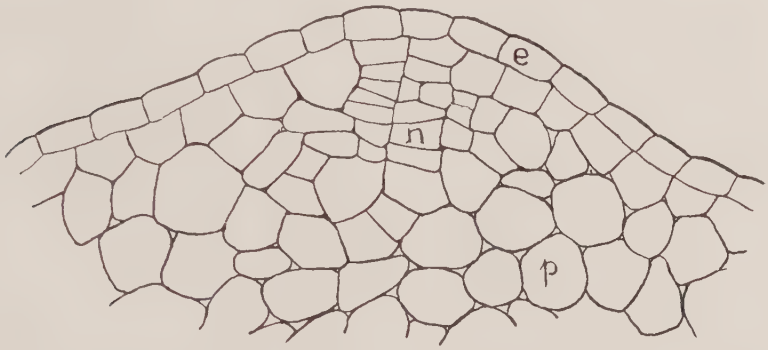


Fig. 23. — Néoformation de bourgeons à l'extrémité d'une tigelle de *Pisum sativum* ayant subi l'action d'une hétéro-auxine (acide β-indol acétique : 2 mgr. par gramme de lanoline) ; *e*, épiderme ; *n*, multiplication cellulaire de l'assise sous-épidermique ; *p*, parenchyme.

L'état inorganisé subsiste beaucoup plus longtemps que lors des néoformations de racines et ce n'est guère qu'au bout d'un mois que nous avons observé l'apparition et le développement de 4 bourgeons évoluant simultanément. L'évolution simultanée de ces bourgeons est un phénomène très différent du cas normal où un bourgeon seulement se développe. Les tigelles provenant des bourgeons néoformés sont plus grêles que la tigelle normale ; à la base de chacune d'elles s'ébauche un bourgeon de remplacement qui demeure à l'état d'attente. Chaque nouvelle tige porte un ou deux bourgeons axillaires. Le développement de la plantule se poursuit jusqu'à épuisement des réserves, car par suite de notre mode d'expérimentation, il n'y a eu aucun apport d'engrais et d'autre part la photosynthèse était rendue impossible. A la fin de l'exposé une photographie permettra de se rendre compte de l'aspect de la plantule après une assez longue évolution (deux mois). (Planche XXI.)

En résumé, dans les mêmes conditions expérimentales (obscurité — humidité — température) nous avons obtenu à l'extrémité

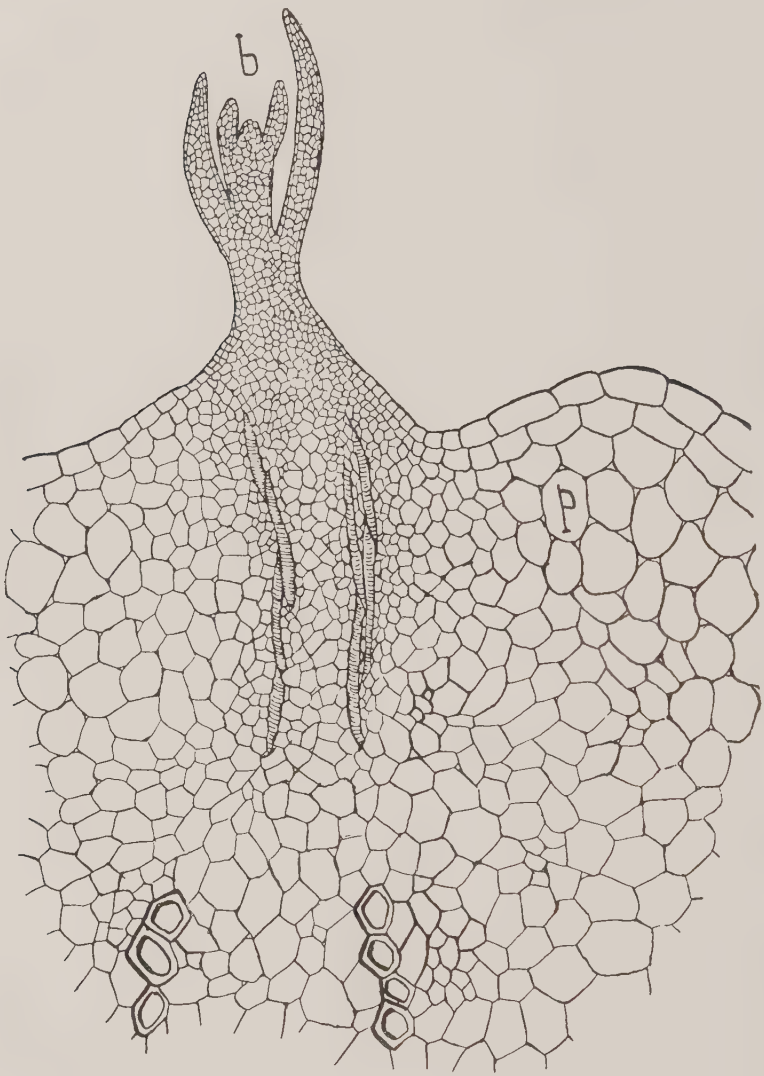


Fig. 24. — Bourgeon néoformé (*b*) à partir de l'assise sous épidermique ; *p*, parenchyme.

de la tigelle de Pois des néoformations de racines et des néoformations de bourgeons ; seules les localisations des ébauches radiculaires et caulinaires sont différentes : les racines sortent de la profondeur et

les bourgeons des tissus superficiels. L'hétéro-auxine ajoutée expérimentalement n'a pas changé cette règle habituelle de l'anatomie ; (*elle n'a fait qu'évoquer les potentialités propres à chaque tissu*).

Conclusions des Chapitres I et II.

Des résultats obtenus dans ces chapitres, nous conclurons à la non spécificité de l'action des hétéro-auxines ; ces substances pouvant provoquer dans les mêmes conditions expérimentales (obscurité, température, humidité) et sur le même matériel, mais à des concentrations variables, des effets totalement opposés : allongement et élargissement cellulaire (hypocotyle de *Cucumis Melo*) ; inhibition du développement des bourgeons axillaires, néoformation de racines et de bourgeons (tigelle de *Pisum sativum*).

DISCUSSION ET INTERPRÉTATION DES RÉSULTATS

Les résultats que nous avons obtenus concernant les changements de polarité et les néoformations de racines et de bourgeons nous permettent de revenir sur l'existence et le rôle supposé des substances organoformatives hypothétiques : rhizocaline, caulocaline et phyllocaline. Dans nos expériences diverses hypothèses primordiales concernant la formation et la circulation de ces hormones se sont trouvées en défaut, à savoir :

1° La lumière ne serait pas indispensable à leur synthèse, car à l'obscurité totale nous avons constaté des néoformations de racines et de bourgeons sur un matériel venu à l'abri de la lumière.

2° La circulation de la rhizocaline dans la plante ne se ferait pas seulement dans un sens basipète irréversible car en admettant l'hypothèse que la synthèse de cette substance soit impossible sans lumière blanche, la rhizocaline, responsable de l'«initiation» des racines néoformées, ne pouvant provenir que de la graine, aurait circulé dans un sens basifuge pour atteindre le lieu de néoformation radiculaire.

3° Les feuilles adultes ne seraient pas seules capables d'élaborer les substances organoformatives, car nous avons expérimenté sur des plantules âgées de 10 jours, n'ayant aucune feuille, mais seulement un bourgeon terminal et un ou deux bourgeons axillaires réduits à une simple écaille.

Jusqu'alors les hétéro-auxines étaient considérées comme inhibant le développement des bourgeons et excitant la néoformation des racines. Nous avons obtenu par l'action d'une hétéro-auxine (acide β-indol acétique) et dans des conditions expérimentales identiques (obscurité, température, humidité) des néoformations de racines ou de bourgeons à l'extrémité d'une tigelle de pois (*Pisum sativum*). Les résultats enregistrés par de nombreux chercheurs et par nous-mêmes ont montré la non spécificité des actions des hétéro-auxines. La quasi certitude de l'existence de certaines hétéro-auxines dans les plantes supérieures, l'identité des propriétés physiologiques de ces substances avec les auxines permettent de

prêter aux auxines et aux hétéro-auxines un rôle assez étroitement comparable dans la plante.

Etant données : 1° les hypothèses totalement opposées résultant des travaux de certains auteurs et des nôtres, relatifs aux substances hypothétiques organoformatives : rhizocaline, caulocaline et phyllocaline ; 2° la diversité des actions parfois même contradictoires, découlant des expériences effectuées par les chercheurs tant pour les auxines que pour les hétéro-auxines, nous avons cherché une nouvelle formule des facteurs d'organisation chez les végétaux.

D'après nous, la polarité végétale, la morphogénèse et l'organogénèse dépendraient d'un facteur primaire : l'auxine.

1° Polarité végétale.

La polarité de la formation des organes végétaux dépendrait de l'inégale répartition des auxines (ou des hétéro-auxines) dans la plante. P. Chouard et Joseph Lefevre ont constaté un changement de la polarité du bouturage de certaines feuilles ou de tiges après traitement avec des hétéro-auxines alors que le même changement ne peut s'effectuer naturellement sur ces feuilles ou sur ces tiges.

En ce qui nous concerne, nous avons obtenu un changement de polarité avec conservation du gradient physiologique, mais sur du matériel où nous avions dû supprimer tout centre d'activité pouvant appeler une circulation d'auxine. Avec le concours d'une hétéro-auxine et en maintenant les centres d'activité (bourgeons axillaires) nous avons réalisé un changement de polarité qu il est impossible d'obtenir jusqu'à ce stade sans l'apport d'une hormone.

Ainsi une destruction de l'équilibre de l'auxine normalement établi dans la plante, par un apport d'hétéro-auxine peut modifier la polarité végétale.

2° Morphogenèse.

Après les travaux de De Haan et Gorter (1934), Van Overbeck (1935), Leeman (1936) et de Dostal et Hosek (1937) relatifs aux variations de croissance de plantes d'espèces voisines et à leur teneur en auxine, nous avons montré qu'une racine normalement simple (Jacinthe) pouvait se ramifier lorsque l'on ajoute à la dose naturelle d'auxine de la racine un supplément de substance active

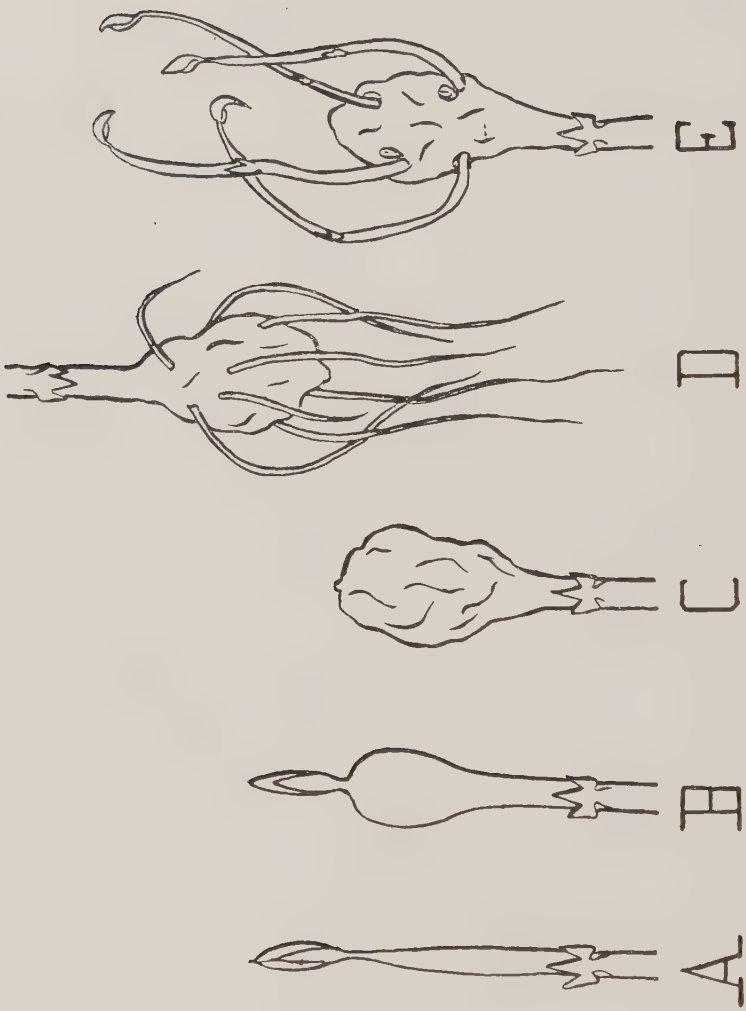


Fig. 25. — Schémas récapitulatifs des différents résultats obtenus avec des hétéro-auxines à l'extrémité de la tigelle de *Pisum sativum* : *A*, extrémité d'une tigelle témoin ; *B*, élargissement cellulaire ; *C*, formation de tumeur ; *D*, néoformation de racines ; *E*, néoformation de bourgeons.

sous forme d'hétéro-auxine. La morphogénèse de la plante semble donc être liée étroitement à la présence de l'auxine.

3° Organogénèse.

La non spécificité de l'action des hétéro-auxines ressort de notre travail ; en effet, nous avons obtenu :

1° *Sur le même tissu des réactions différentes :*

a) allongement cellulaire et élargissement cellulaire aux dépens de l'allongement (hypocotyle de *Cucumis Melo*).

b) inhibition du développement des bourgeons axillaires, néoformation de racines, et néoformation de bourgeons (tigelle de *Pisum sativum*).

2° *Sur des tissus différents la même réaction :*

a) allongement cellulaire (coléoptile d'avoine et hypocotyle de *Cucumis Melo*).

b) néoformation de racines sur racines de Monocotylédones (Jacinthe à racines normalement non ramifiées) et de Dicotylédones (*Pisum sativum*).

Nous conclurons que les *réactions différentes* que produisent les auxines et les hétéro-auxines sont dues à *des concentrations opportunes agissant à un endroit favorable* (*territoire*) *au moment opportun* (*saison*) et suivant un laps de temps convenable.

En tant que facteur d'organisation végétale les auxines provoquent le déclanchement de la prolifération cellulaire. Cette croissance inorganisée est la phase initiale de l'organogénèse. Mais selon les territoires s'enchaînent des réactions qui aboutissent enfin à l'organisation. *L'auxine évoque les puissances d'organisation, elle n'est pas elle-même l'organisatrice.*

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

1° Les hormones animales, dihydrofolliculine et thyroxine, agissent sur la croissance de certaines plantes *Lepidium sativum*, *Cucumis melo*, soit par un léger raccourcissement des cellules pour la dihydrofolliculine, soit en augmentant sensiblement leur longueur pour la thyroxine. Elles n'amènent pas d'irrégularité dans les distributions des populations des lots traités. Ces distributions sont seulement décalées par rapport à celles des témoins qui sont sensiblement des distributions normales.

2° Appliquée à forte dose, l'hétéro-auxine a pour effet de rendre la cellule végétale isodiamétrique : *Cucumis melo*, *Cucurbita pepo*, *Pisum sativum*.

3° L'effet de l'hétéro-auxine ne dépend pas du sens de la diffusion. L'effet dépend uniquement de la nature des tissus stimulés, de l'espèce de plante traitée et de la concentration en hormone. L'auxine et l'hétéro-auxine diffusent en direction basipète dans un organe végétal. A l'effet de la dose naturelle d'auxine circulant longitudinalement, s'ajoute l'action de très faibles doses d'hétéro-auxine diffusant transversalement pour provoquer l'allongement cellulaire. Des concentrations plus élevées en substance active diffusant longitudinalement ou transversalement par rapport à l'axe de l'organe produisent un élargissement cellulaire.

4° L'hétéro-auxine stimule l'activité des différentes assises cellulaires. Cette substance employée à des doses convenables ne produit pas d'irrégularité dans l'évolution des mitoses : *Pisum sativum*.

5° Les racines néoformées sous l'action de l'hétéro-auxine sont normales. Le traitement de certaines boutures de prise difficile peut être envisagé afin de permettre un meilleur enracinement : *Chasselas* × *Berlandieri* 41 *B. Saint-Emilion*.

6° La polarité végétale est définie par la circulation de l'auxine. Il est possible de modifier la polarité d'un végétal (*Pisum sativum*)

en supprimant tout centre d'activité amenant une circulation d'auxine ; ou bien, un déséquilibre de la concentration en auxine, par apport d'hétéro-auxine, peut également amener un changement de polarité malgré la présence des centres d'activité.

7° Il est possible d'obtenir des racines sur des racines normalement simples après un traitement à l'hétéro-auxine : Jacinthe.

8° L'hétéro-auxine n'a pas seulement une action stimulatrice sur la néoformation des racines, elle est également active dans la néoformation des bourgeons : *Pisum sativum.*

9° Les auxines et les hétéro-auxines, substances non spécifiques, jouent un rôle très important dans la morphogénèse et la polarité de formation des organes végétaux. *En tant que facteur d'organisation elles évoquent les potentialités propres à chaque tissu, mais elles ne sont pas les véritables organisateurs végétaux.*

BIBLIOGRAPHIE

ANDRESEN (G.) et JARLOV (E.). — *Acta Medica Scandinavica* **84**, n° 2 et 3. 1934.

ARTHUR (J.M.) et GUTHRIE (J.D.). — Some effects of light and carbon dioxide on the growth and flowering of plants. *Physical Therapeutic. Vol. XLVI*, n° 3, March. 1938.

ARTHUR (J.M.). — Some effects of radiant energy on plants. *The Jour. of the Optical Soc. of Amer. and Rew. Scientific Instruments* : Vol. **19** ; n° 3, p. 253, 263, 1929.

AVERY (G.S.). — Differential distribution of a phytohormone in the developing leaf of Nicotiana and its relation to polarized growth. *Bull. Torrey. Bot. Club.* : **62**, 313-330, 1935.

AVERY (G.S.) et BURKHOLDER (P.R.). — Polarized growth and cell studies on the Avena coleoptile phytohormone test object. *Bull. Torrey. Botan. Club.* **63**, 1-15, 1936.

AVERY (C.S.) BURKHOLDER (P.R.) et CREIGHTON (H.B.). — Polarized growth and cell studies in the first internode and coleoptile of Avena in relation to light and darkness. *Bot. Gaz.* : **99**, f. 125-143, 1937.

— « Avena » coleoptile curvature in relation to different concentrations of certain synthetic substances. *Amer. J. Bot.* **24**, f. 226, 1937.

— Growth hormone in terminal shoots of Nicotiana in relation to light. *Amer J. Bot.* : **24** n° 10 1937.

— 1937. Production and distribution of growth hormone in shoots of « Aesculus and Malus » and its probable role in stimulating cambial activity. *Amer. J. Bot.* **24**, 51-58, 1937.

BARTON (L.V.). — Hastening the germination of some coniferous seeds. *C.B.T.I.* **2**, n° 5, f. 315. 1930.

BEIJERINCK (M.W.).— Die galle von Cecidomyia Poae an *Poa nemoralis*. *Bot. Zeit.* : **43**, 306-315, 320-331, 1885.

— Über das Cecidium von *Nematus Capreae* auf *Salix amygdalina*. *Bot. Zeit.* : **46**, 1-11, 17-27, 1888.

BEAL. — *Proc. Nat. Acad. of Sc.* : **23**, p. 304, 1937.

Boas (F.). — Vergleichende Untersuchungen über Wachstumsaureger in einheimischen Pflanzen. *Ber. d. d. Bot. Ges.* : *L.* **3**, 478-490, 1935.

Boessneck. — Derivate der α-Naphtoesäure. *Ber. Deutsch. Chem. Ses.*, **16**, 639-642, 1883.

Berdnikoff et Champy. — Etude de la teneur en hormone des crêtes de coq. *C.R. Biol.* : 1935, **119**, 1314.

Berthelot (A.) et Mlle Amoureux (G.). — Sur la sensibilité des plantules aseptiques à quelques substances carcinogènes. *C.R. Acad. Sc.* 204, p. 517, 15 février 1937.

— Formation de l'acide indol-3-acétique par l'action du rayonnement ultra-violet sur le tryptophane. *C.R. Acad. Sc.* : **206**, nº 9, p. 699, 1938.

— Sur la formation d'acide indol-3-acétique dans l'action de *Bacterium tumefaciens* sur le tryptophane. *C.R. Acad. Sc.* **206**, nº 7, 1938.

Blakeslee. — *Journ. of Heredity* : **28**, p. 393, 1937.

Bourg. — Procéde biologique pour la mise en évidence et le dosage de la folliculine. *Bull. Soc. belge, Gyn.*, **11**, 98-105.1935.

Borthowick (H.A.), Hammer (K.C.) et Parker (N.W.). — Histological and microchemical studies of the reactions of tomato plant to indoleacetic acid. *Bot. Gaz.* **87**, 491-519, 1937.

Boivin (A.), Mesrobeann (L.), Marbe (N.), Juster (P.) et Savulescu (T.V.). — Sur la production de tumeurs chez la plante au moyen de l'endotoxine non protéique du *B. tumefaciens* : 3e *Congrès intern. pathologie comparée, Athènes.* 1936, p. 475.

Bouillenne et Prevot. — Recherches expérimentales sur les phénomènes de néoformation chez *Begonia Rex* Putz. *Bull. de la classe des Sciences*, 5e série, *XX*, 1934, 6 ; id. 7.

— Note préliminaire sur les phénomènes de néoformation chez *Begonia Rex*. Putz.

Bohillenne et Went. — Recherches expérimentales sur la néoformation des racines dans les plantules et les boutures des plantes supérieures. *Amer. Jardin. Botan. de Buitenzorg*, *XLIII*, 1933.

Bouillenne (M. et Ray). — Contribution à l'étude des facteurs de néoformation et de la croissance des racines (Rhizocaline-hétéroauxine-acides aminés-Vit. B_1.) *Bull. de la Soc. Roy. de Bot. de Belgique*, *XXXI*. Fasc. 1, 1938.

Bouillenne (R.). — L'action des phytohormones sur la croissance, la division des cellules et l'organogénèse. *Archives de l'Institution de Botanique* (*Liége*). **14**, 1937.

BOYSEN JENSEN. — Growth hormones in plants. Translated and revised G.S. AVERY and P.R. BURKHOLDER, New-York, 1936.

— Über eine Mikromethode zur quantitativen Bestimmung der Wischsstoffe der A. Gruppe. *Planta* ; **26** ; 584-595, 1937.

BRIERLEY (W.B.). — *Science of the year* (1937), *the Biological Sciences. The Annual Register*. 1937.

BROWN (N.A.). et GARDNER (F.E.). — Galls produced by plant hormones including a hormone extracted from *Bacterium tumefaciens*. *Phytopath*, **26**, 708-713, 1936.

BROWN (A.B.). — Activity of the vascular cambium in relation to wounding in *Populus balsamifera*. *Canad. Journ. Res.* **15**, 7-31, 1937.

BURKHOLDER (P.R.) et PRATT (R.). — Leaf movements of *Mimosa pudica* in relation to light. *Amer Journ., Botany*, **23**, n° 1, 46-52, 1936.

BURKHOLDER (P.R.) et JOHNSTON (E.S.). — Inactivation of plant growth substance by light. *Smithsonian Miscellaneous Collections*. **85**, n° 20, p. 1-14.

BOUNER (J.) et ADDICOTT (F.). — Cultivation *in vitro* of excised pea roots ; *Bot. Gaz.*, **99**, n° 1, 1938.

BOUNER (D.M.). — Activity of the potassium salt of indole (3) acetic acid in the Avena test. *Bot. Gaz.* : **99**, n° 2, 1938.

BEAL (J.M.). — Histological responses of three species of Lilium to Indoleacetic acid. *Bot. Gaz.* : **99**, n° 4, 1938.

BAILLEAU et JUSLER. — A propos des agents chimiques cancérigènes. *Bull. Ass. Canc.* ; **23**, 128-130, 1934.

CARLSON (M.). — Microchemical studies of rooting and non rooting rose cuttings. *Cont. Boyce Thompson Inst.* : **8**, p. 529-545. 1929.

CASTAN (R.). — Changement de polarité avec conservation du gradient physiologique. *C.R. Soc. de Biol.* **127**, p. 507. 1938.

— Inhibition temporaire du développement des bourgeons sous l'action de l'acide indolyl-butyrique et changement de polarité. *C.R. Soc. de Biol.* **128**, p. 399, 1938.

— Corrélation entre la formation de tumeurs et de racines sous l'action d'acides indoliques. *Procès verbaux de la Soc. Linnéenne de Bordeaux*. (*Séance du* 15 *déc.* 1937).

CHOLODNY (N.G.) et SANKEWITSCH. — Materiali do electrofiziologii rostou. *Journ. Inst. Bot. Ac. Sc. d'Ukraine*, **7**, p. 105-124, 1936.

— Do fiziologii i biokhemii blastaninou. *Journ. Inst. Bot. Ac. Sc. de la R.S. S. d'Ukraine*, p. 65-75. 1936.

— On the theory of yarovisation. *C.R. Ac. Sc. U.R.S.S.* **3**. 8, p. 391, 394. 1936.

— Hormonization of grains. *C.R. Ac. Sc. U.R.S.S.* **3**, 9, p. 439-442. 1936.

Cook. — The production of cancer by pure hydrocarbons. *Nature*, 1933, **131**, 205, 206. — 1935, **135**, 793. — 1935, **135**, 959. — 1936, **136**, 912-913.

Cooper (W.C.). — Hormones in relation to root formation on stem cuttings. *Plant. Physiol.* **10**, 789-794. 1936.

Cooper (G.O.). — Cytological investigations of *Pisum sativum*. *Bot. Gaz.* **99**. nº 3, p. 584, 1938.

Cooper (W.C.). — Hormones and roots formation. *Bot. Gaz.* **99**, nº 3, p. 599, 1938.

Chouard (P.). — Sur la polarité et les facteurs de la formation de bourgeons et de racines dans des boutures de feuilles (*Extraits du Livre Jubilaire dédié au professeur Lucien Daniel*, 1936).

— Action de la folliculine et de la thyroxine sur les Reines-Marguerites. (*La gynécologie et la semaine gynécologique des praticiens réunies*. Avril 1935).

— La multiplication végétative et le bourgeonnement chez les plantes vasculaires. (*Hermann*. 1934).

— Nouvelles recherches expérimentales sur l'action de la folliculine sur la floraison des Reines-Marguerites et de plusieurs autres plantes. *C.R. des séances de la Soc. Biol. Bordeaux. CXXII*, 1936.

— Sur le rôle des auxines dans l'organogenèse des plantes vasculaires. *Cong. p. l'Aᵗ des Sciences* (*Arcachon*), sept. 1938.

— Formation des poils absorbants sur l'épiderme des feuilles de *Begonia Rex* en rapport avec l'application d'hétéro-auxines. *C.R. Acad. Sc.*, **206**, nº 25, 1938.

— Production expérimentale de bourgeons sous l'effet des hétéro-auxines. *C.R. Acad. Sc.*, **206**, nº 19, 1938.

Chouard (P.) et Castan (R.). — Tubérisation de tiges et d'hypocotyles par diffusion longitudinale d'hétéro-auxine. *C.R. Acad. Sc.* **204**, p. 1211, 1937.

Clark (W.G.). — Ascorbic acid. *Bot. Gaz.*, **99**, 116-124, 1937.

— Ascorbic acid in the Avena coleoptile. *Bot. Gaz.* **99**, nº 1, 1938.

CROCKER, HITCHCOCK et ZIMMERMAN. — Similarities in the effects of ethylène and the plant auxins. *Cont. Boyce Thompson Inst.* **7**. nº 3, 1935, p. 231-248.

— Ethylene induced epinasty of leaves and the relation of gravity toil. *Cont. Boyce Thompson Inst.* **4**, 177-218, 1932.

CROCKER (W.). — Life-span of seeds. *Bot. Rev.*, **4**, p. 235-274, 1938.

— The effect of ethylene upon living organisms. *Proc. Amer. Philosophical Soc.* : *XXI*, nº 5, p. 295-298, 1932.

CZAJA (A. Th.). — Die wirkung der Wuchsstoffes in parallelotropen Pflanzenorganen (Eine Entgegnung). *Ber. d. d. Bot. Ges.* : **3** ; p. 478-490, 1935.

— Polarität und Wuchsstoff. *Ber. d. d. bot. Ges.* **3**, p. 197-220, 1935.

— Wurzelwachstun, Wuchsstoff und die Theorie der Wuchsstoffwirkung. *Ber. d. d. bot. Ges.* **3**, p. 221-245, 1935.

DAVID (R.). — L'influence de l'hormone gonadotrope antéhypophysaire sur la germination. *C.R. Séances de la Soc. Biol.* **128**, 1938, p. 569.

DAVIES (W.), ATKINS (G.A.) et HUDSON (P.C.B.). — The effect of Ascorbic Acid and certain Indole Derivatives on the Regeneration and Germination of Plants. *Annuals of Botany. New. Series.* Vol. **1**, nº 2, April. 1937.

DAY (L.H.). — Is the increased rooting of Wounded cuttings sometimes due to Water absorption ? *Proc. of the Amer Soc. for Horticultural Science.* Vol. **29**, p. 350-351, 1932.

DELISLE (A.L.). — The influence of the auxin on secondary branching in two species of « Aster ». *Amer J. Bot.* **24**, p. 159. 1937.

DENNY et MILLER, LAWRENCE (P.). — Effect of ethylene chlorhydrin vapors upon dormant lilac tissues. *Cont. Boyce Thompson Inst.* : vol. **4**. nº 4. P. 513-27. 1932.

DENNY (F.E.). — Chemical stimulants and their effect upon the growth and metabolism of dormant plants. *J. of the Assoc. of official Agricul. Chemist.* February, 1933.

DENNY et STANTON. — Chemical treatments for shortening the rest period of pot grown woody plarts. *Cont. Boyce Thompson Inst.* : **1**, nº 6, 1928, p. 355-363.

DENNY. — The importance of temperature in the use of chemicals for hastening the sprouting of dormant potato tubers. *Am. Journ. of Botany*, **15**, 395-404, june. 1928.

DENNY et STANTON. — Localization of response of woody tissues to chemical treatments that break the rest period. *Amer. Journ. of Botany.* **15**, 337-344, May. 1928.

DEULOFEN et FERRARI. — Isolement de l'α-folliculine dans l'urine du cheval. *C. R. Biol.*, **117**, 588, 1935.

DOUIN (P.). — Sur l'inversion du géotropisme du pédoncule des Marchantiées. *C. R. Acad. des Sc.*, **203**, p. 1278, 1936.

DOSTAL (R.) et HOSCK (M.). — Sur l'influence de l'hétéro-auxine sur la morphogenèse de « Circoea » et le phénomène de Sachs. *Flora, Iena.* 1936-1937, 131 (N.F.31), p. 263, 286.

DUFRENOY (J.). — Methodes statistiques appliquées à la pathologie végétale (*Annales des Epiphyties et de Phytogénétique.* **1**, 1934-1935.

— The Publishing behavior of Biologists. *The Quarterly Review of Biology.* **13**. nº 2, June p. 207-210. 1938.

— Les conceptions actuelles sur les virus du Tabac. *Ann. des Epiphyties et de Phytogénétique*, **4**, 2, 267, 279, 1938.

— Les modifications pathologiques de la structure des cellules végétales. *Annales de l'Inst. National Agron.* : 2e série, **23**, vol. 39.

— Signification de la liberté en biologie. *Journ. de la Soc. de Statistique de Paris*, **5**, p. 115-139, 1938.

— Facteurs de croissance et liaisons actives des molécules (*Extrait des Annales Agronomiques*, Mars-avril 1938).

— Les phytohormones. *Extrait des Annales agronomiques*, mai-juin et juillet-août 1937.

— Les acquisitions de la phytopathologie végétale *Radiologica* : *Band*, 2, Heft. 34, 1938.

DUSTIN (A.P.). — *Bull. Acad. Roy. de Belgique.* **14**, p. 487, 1934.

EEASCOTT (E.V.). — *Journ. Phys. Chem.* **32**, 1094. 1928.

EIGSTI (O.I.). — A cytological study of colchicine effects in the induction of polyploïdy in plants. *Proc. Nat. Acad. Sc.*, **24**, nº 2, 60. 1938.

Études et recherches sur les Phytohormones. Inst. Intern. de Coop. Intellect. Paris, 1938. (Avery-Bouillenne-Boysen Jensen-Dostal-Kögl-Niels Nielsen-Sirks-Zellikofer).

EULER (Von) et ZONDEK (B.). — *Biochem. Ztschr.*, **271**, 64, 1934.

FLAMMARION (C.). — Les radiations solaires et les couleurs. *Bull. Soc. Astron. fr.* : p. 305, 1897.

FISHER. — Statistical Methods (*Oliver and Boyd, London*, 1934).

— *The Design of Experiments. London.* 1935.

FISHER (R.A.) et YATES. — Statistical tables for biological agricultural and medical research (*Oliver and Boyd, London*, 1938).

FITTING (H.). Die hormone als physiologische Reizstoffe. *Biolog. Zentralbl.* **56**, p. 69-86, 1936.

GARDNER (F.E.) et MARTH (P.C.). — Parthenocarpic fruits induced by spraying with growth promoting compounds. *Bot. Gaz.* **99**, vol. 1, p. 184-195, 19.

GARDNER (F.E.) et KRAUSS (E.J.). — Histological comparison of fruits developing parthenocarpically and following pollinisation. *Bot. Gaz.* **99**, n° 2, 1938.

GAVAUDAN (P. et N.), POMRIASKINSKY et KOBOZIEFF (N.). — Sur l'influence de la colchicine sur la caryocinèse dans les méristèmes radiculaires de l'*Allium Cepa*. *C. R. Soc. Biol.*, **75**, 705-707. 1937.

GAVAUDAN (P. et N.). — Mécanisme d'action de la colchicine sur la caryocinèse des Végétaux. *C.R. Soc. Biol.* **128**, n° 21, p. 714-716. 1938.

GAVAUDAN (P.). — Sur les tissus à constitution mixte diploïde et polyploïde développés chez les végétaux par action de la colchicine. *C.R. Soc. Biol.* t. **128**, n° 21, p. 717-719, 1938.

GEDDROYE. — Méthode biologique de concentration des hormones des liquides et tissus organiques. *C. R. Biol.*, **114**, 338. 1933.

GEORGI (C.E.). et BEGOUIN (A.E.). — Heteroauxin production by efficient and inefficient strains of Rhizobia. *Nature*. **143**. 25. 1939.

GILMAN, HENRY et KIRBY. — Some rearrangement reactions of-naphthylmethylmagnésium chloride. *Journ. Amer. Chem. Soc.*, **51**, 3475-3478. 1929.

GIRARD. — La chimie des hormones sexuelles. *Bull. Chim. Biol.* **15**. 562-606, 1933.

GOLDSTEIN. — Contribution à l'étude chimique de la folliculine. *T. Med. Paris*. 1929.

GOODWIN (R.H.). — The role of auxin in leaf development in Solidago species. *Amer. Jour. of Bot.* **24**. n° 1, 1937. p. 43-51.

— The role of auxin in leaf development in Solidago species. *Amer. Journ. Botany*, **24**, 34-50, January, 1937.

GUILLIERMOND (A.). — Introduction à l'étude de la Cytologie. *Actualités scientifiques et industrielles* n° 741. 1938.

— Sur la signification du chondriome. *Revue générale de Botanique*, **30**, 1918, p. 161.

GUILLIERMOND, MANGENOT et PLANTEFOL. — *Traité de Cytologie végétale*. 1933.

GUSTAFSON (F.G.). — Induced Parthenocarpy. *The Bot. Gaz.*, **99**. n° 4. 1938.

GUTHRIE (J.D.). — Inducing « Dormancy » in potato tubers with potassium naphthaleneacetate and breaking it with ethylene chlorohydrin. *Science*. **88**. n° 2273, p. 86. 1938.

— Isolation of glutathione from potato tubers treated with ethylene chlorohydrin. *Journ. of the Amer. chem. Soc.* **54**. 2566. 1932.

Grieve (B.J.). — Effect of inoculation of plant stems with *Bacterium solanacearum*. *Nature. Lond.* **137**, 3465, p. 536. 1936.

Hamner (K.C.) et Krauss (E.J.). — Histological reactions of bean plants to growth promoting substances. *Bot. Gaz.* **98**. p. 735-807. 1937.

— Histological responses of *Mirabilis jalapa* to Indoleacetic acid. *The Bot. Gaz.* **99**, nº 4. 1938.

— Correlative effects of environ nemental factors on photoperiodism. *Bot. Gaz.* **99**, nº 3. 1938.

Harden et Stormer (I.). — *Jarhl. f. wiss. Bot.*, **8**, 1-19, 1934.

Harrisson (B.F.). — Histological responses of *Iresine lindenii* to indoleacetic acid. *Bot. Gaz.* **99**, nº 2, 1938.

Havas (L.J.). — Is colchicine a Phytohormone. *Growth.* **11**, nº 3, p. 257-259. 1938.

Hawker (L.E.). — Experiments on the perception of gravity by roots. *New. Phytol.* **31**, p. 321-328, 1932.

Heyn (A.N.J.). — On the relation between growth and extensibility of the cell wall. *Koninklijke Akademie van Wetenschappen te Amsterdam.* **33**. nº 9, p. 1045. 1930.

— Further experiments on the Mechanism of Growth. *Koninklijke Akademie Van Wetenschappen te Amsterdam.* **34**. p. 474. 1931.

— Recherches sur les relations de la plasticité des membranes cellulaires et de la croissance des végétaux. *C.R. Acad. Sciences*, **194**, p. 1848, 1932.

Higinbottom (Alice) et Short. — I naphthylacetic acid. *Rec. Trav. Chim. Pays-Bas*, **53**, 1141, 1939.

Hitchcock. — Tobacco as a test plant for compar the effective of preparations containing growth substances. *Cont. Boyce Thompson. Int.* **7**, nº 3. 1935, p. 439-367.

Hitchcock et Zimmerman. — Absorption and movement of synthetic growth substances from soil as indicated by the responses of aerial parts. *Cont. Boyce, Thompson Inst.* **7**. nº 4, 1935, p. 447-476.

Hitchcock (A.E.), Crocker (W.) et Zimmerman (P.W.). — Toxicity of illuminating gas in soil. *Proc. Ninth. National Shade Tree Conference. New-York.* 1933.

Hitchcock (A.E.). — Indole-3 n propionic acid as a growth hormone and the quantitative measurement of plant response. *Cont. Boyce Thompson Inst.* **7**, nº 1, 1935, p. 87-95.

HITCHCOCK et ZIMMERMAN. — Relation of rooting response to age of tissue at the base of greenwood cuttings. *Cont. Boyce Thompson Inst.* **4**, nº 1, p. 85-97, 1932.

— Effect of growth substances on the rooting response of cuttings. *Cont. Boyce Thompson Inst.* **8**. p. 63-79. 1938.

HITCHCOCK (A.E.). — Indole-3 n-propionic acid as a growth hormone and the quantitative measurement of plant response. *Cont. Boyce Thompson Inst.*, **7**, p. 87-95. 1935.

HITCHCOCK (A.E.) et ZIMMERMAN (P.M.). — Absorption and movement of synthetic growth substances from soil as indicated by the responses of aerial parts. *Cont. Boyce Thompson Inst.* **7**. p. 447-476. 1935.

— Effect of growth substances on the rooting response of cuttings. *Cont. Boyce Thompson Inst.*, **8**. nº 1, p. 63-79. 1936.

JANOT (M.M.). — Phénomènes de croissance provoqués chez les végétaux à la suite d'injections d'hétéroauxine. *C.R. Acad. des Sc.* **204**. p. 1358. 1937.

— Action des hormones cristallisées sur le développement de quelques végétaux. *C.R. Acad. Sc.*, 1934, **198**. p. 1175, et 1935, **200**, p. 1238.

— Les hormones de croissance chez les végétaux. *Bull. Soc. Chim. Biol.*, **18**, nº 12, déc. 1937.

JOST (L.). — Wuchsstoff und Zellteilung. *Ber. d. d. Bot. Ges.* : **3**, p. 733-750, 1935.

Zeitsch. Bot., **31**. p. 95. 1937.

KATUNSKY. — The development of the female gametophyte and the production of the growth promoting hormone by flower buds : *C.R. Ac. Sc. U.R.S.S.*, **3**, f. 7, p. 347-349. 1936.

— Intensity of geotropic reaction as a quantitative index of the content of growth promoting substance. *C.R. Ac. Sc. U.R.S.S.*, **2**. f. 6, p. 237, 240, 1936.

— Growth promoting substance and the formative action of light on vegetation in plants. *C.R. Ac. Sc. U.R.S.S.*, 1936, **2**, f. 6, p. 241-244.

KEACH, DEWITT. — The synthesis of α-naphtbylacetic acid. *Jour. Amer. Chem. Soc.*, **55**, 2974-2975. 1933.

KINNERSLY, O'BRIEN, PETERS and READER. — Large scale preparations of Vitamin B_1 and B_1. — *Biochem. Journ.*, **27**, 15, 1933.

KÖGL (F.). — Über wuchsstoffe der Auxin und der Bios Gruppe. *Ber. Deutsch. Chem. Ges.*, **68**, A. 16-28, 1935.

— Über pflanzliche wuchshormone. *Svensk Kemisk tidskrift*, **48**, 1936.

KÖGL (F.), KONINGSBERGER (C.) et ERXLEBEN (H.). — Über die selbstaktivierung der auxine a und b. *Zeitsch. für physiol. chem.*, **244**, 6, 266-279, 1936.

KÖGL (F.), HAAGEN SMIT (A.) et ERXLEBEN (H.). — *Z. Physiol. Chem.* 228, 90-103, 1934.

KÖGL (F.) et KOSTERMANS. — Hoppe-Seyler. *Z. phys. Chem.*, **228**, 113-121, 1934.

KOEPFLI, THIMANN (K.V.) et WENT (F.W.). — Phytohormones : structure and physiological activity. *The Journal of Biol. Chem.* **122**, n° 3, February, 1938.

KORNMANN (P.). — Die Aufhebung der Wuchsstoffwirkung durch lebende Pflanzenteile. *Ber. d. d. Bot. Ges.*, **3**, p. 523-527, 1935.

KRAUSS, BROWN et HAMNER. — Histological reactions of bean plants to indoleacetic acid. *Bot. Gaz.* **98**, p. 370-420. 1936.

LANE (B.H.). — The inhibition of roots by growth hormone. *Amer. Journ. Bot.*, **23**, p. 532, 1936.

LAIBACH (F.) et FISCHNICH (O.). — Über Blattbewegungen unter dem Einfluss von Künstlich Zuge führtem Wuchsstoff. *Biol. Zentralbl.* **56**, p. 62-68, 1936.

— Über eine Testmethode zur Prüfung der Kallusbildenden Wirkung von Wuchsstoffpaste. *Ber. d.d. Bot. Ges.* : **3**, p. 469-477, 1935.

— Künstliche Wurzelneubildung mittels Wuchsstoffpaste. *Ber. d.d. Bot. Ges.* **3**, p. 528-539. 1935.

LAIBACH (F.). — Über die Auslösung von Kallus und Wurzelbildung durch Indolylessigsaüre. *Ber. d. d. bot. Ges.*, **3**. p. 359-364. 1935.

— Über die Bedeutung der β-indolylessigsaüre für die Stecklingsvermechrung, *Gartenbauwissenschaft*, **2**, 65-79, 1937.

LAIBACH et MASCHMANN. *Jahrb. Wiss. Bot.*, **78**, 399-430. 1933.

LA RUE (C.D.). — Intumescence on poplar leaves, III, The role of plants growth hormones in their production. *Amer. J. Bot.*, **23**. p. 250. 1936.

LAZAR (O.). — L'influence du carotène sur la néoformation des racines et le développement de la gemmule chez *Impatiens Balsamina* L. *C.R. Sc. Soc. Biol.* (*Société belge de biologie*). **120**, p. 1374, 1935.

LEFEVRE (J.). — Quelques effets observés comme suite au traitement de graines et de boutures par diverses substances et spécialement par l'hétéroauxine. *C.R. Acad. des Sc.*, **205**, p. 1437, 1937.

— Renversement de polarité provoqué dans des boutures de Salix. *C.R. Acad. Sc.* **205** p. 83-84, 1937.

— Sur la présence normale d'acides indoliques et particulièrement de l'acide indol-3-acétique dans diverses plantes supérieures. *C.R. Acad. Sc.* **206**, nº 22, 1938.

— Troubles de polarité provoqués sur des boutures par diverses substances. *C.R. Acad. Sc.*, **206**, nº 13, p. 1040, 1938.

— Actions morphologiques et histologiques de l'acide naphtylacétique sur des plantules et tissus végétaux. *C.R. Soc. Biol.* **128**, nº 21, p. 765-767, 1938.

Similitude des actions cytologiques exercées par le phényluréthane et la colchicine sur des plantes. *C.R. Acad. Sc.* **208**, nº 4, p. 301, 1939.

LEONIAN (L.H.). — The effect of auxins upon *Phytophthora cactorum*. *J. Agric. Des.* **51**, 277, 1935.

LEVINE (M.). — The response of plants to localized application of various chemical agents. *Bull. Torrey bot. Club.*, p. 177, 1936.

LINK (G.K.K.), WILCOX (H.W.) et LINK (A.). — Responses of bean and tomato to *Phytomonas tumefaciens*. *P. tumefaciens* extracts, β-indoleacetic acid, and wounding *Bot. Gaz.*, **98**, p. 816-867, 1937.

LINK (C.K.K.). — *Nature*, **140**, 507, 1937.

LOCKE (S.B.), RIKER (A.J.), DUGGAR (B.M.). — A growth hormone in the development of crown-gall. *Phytopath.*, **27**, 13 février, 1937.

LOEWIG (W.F.), BAUGUESS (L.G.). — Plant growth effects of heteroauxin applied to soil and plants. *Science*, **84**, 46-47, 1936.

MACHT (D.). — *Journ of pharmacology*, 1924, **22**, 413. 1926, **29**, 461.

MANGENOT (G.). — Hypertrophies des racines produites par la colchicine chez quelques plantes. *C.R. Soc. Biol.* **128**, nº 20, p. 565-568, 1938.

— Effets de la colchicine sur la mitose dans les racines d'*Allium Cepa* et d'*Hyacinthus orientalis*. *C.R. Soc. Biol.* **128**, nº 19, p. 501-504, 1938.

— Action de la colchicine sur les cellules végétales. *C.R. Acad. Sc.* **208**, nº 3, 1939.

MARMER (D.A.). — Growth of wheat seedlings in solutions containing chemical growth substances. *Amer. J. Bot.*, **24**, 3, 139-144, 1937.

MARRIAN. — Recent advances in the chemistry and biological essay of oestrin. *Physiol. Rev.*, **13**, 185-221, 1933.

— The essay of oestrin. *J. Physiol.* **67**, 839-401. 1929.

MARTIN (A.L.). — Toxicity of selenium to plants and animals. *Amer. J. Bot.*, **23**, p. 471, 1936.

MICHAJLOVA. — Light regime requirements of Tomatoes. *C.R. Ac. Sc. U.R.S.S.*, **2**, f. 5, p. 201-205. 1936.

MITCHELL ET MARTIN. — Effect of indoleacetic acid on growth and chemical composition of etiolated bean plants. *Bot. Gaz.*,**99**, nº 1, p. 171-183, 1937.

MITCHELL (J.W.) et HAMNER (C.L.). — Stimulating effects of Beta (3) indoleacetic acid on synthesis of solid matter by bean plants. *Bot. Gaz.* **99**, nº 3, 1938.

MOLISCH (H.). — Das kuospenlose Internodium als steckling behaudelt. *Ber. d. d. bot. Ges.*, **3**, p. 575-586, 1935.

MOORE (J.A.). — Remarkable aerial roots of a tropical grape vine. *Missouri Bot. Gard. Bull.* **21**, 139-140, 1933.

MORINAGA (T.). — The favorable effect of reduced oxygen supply upon the germination of certain seeds. *Cont. Boyce Thompson Inst.*, **1**, nº 2, 1926, p. 100-107.

NIELSEN (N.). — Der Wuchsstoffgehalt von Samen verschiedenen Alters *C. R. Trav. lab. Carlsberg*, série physiol. XXI, p. 427-436, 1936.

ONSLOW (M.W.). — Pratical plant Biochemistry, Cambridge, at the University Press. 1923.

OVERBECK (Van) et WENT (F.W.). — Mechanism and quantitative application of the Pea test. *Bot. Gaz.*, **99**, nº 1, 1938.

PEARSE (H.L.). — The effect of phenylacetic acid and indolbutyric acid on the growth of tomato plants. *Journ. of Pomol. and hortic.*, **14**, nº 4, January, 1937.

PFEIFFER (M.).— Microchemical and morphological studies of effect of light on plants. *Cont. Boyce Thompson Inst.* **1**, nº 3, 1926, p. 123-144.

PEIFFER (N.E.). — Anatomical study of root production on application of indolebutyric acid to Cissus aerial roots *Cont. Boyce Thompson Inst.* **8**, nº 6, april-june 1937.

PENAU et SIMOUNET. — Règles générales de l'essai biologique des médicaments. *J. Pharm. Chim.*: **15**, 116 et 151, et 190-217, 1932.

POPP (H.W.). — A physiological study of the effect of light of varian ranges of wawe length on the growth of plants. *Cont. Boyce Thompson Inst.* **1**, nº 4, p. 241-271, 1926.

PREVOT et BOUILLENNE. — Recherches expérimentales sur les phénomènes de néoformation chez *Begonia Rex* Putz. *Bull. de la Classe des Sciences*, 5e série, **19**, p. 8-9, 1933.

PREVOT.— La néoformation des bourgeons chez *Begonia Rex* Putz. *C.R. Séances Soc. Biol.* (*Société belge*), **120**, p. 797, 1935.

PREVOT. — Influence des conditions d'anaérobiose dans la néoformation des bourgeons chez *Begonia Rex* Putz. *Archives de l'Inst. de Bot.* (Liége), **3**, 1937.

PURDY (W.J.). — Tumour structure and Tumour Problems. *Journ. of the Royal Microscopical Society.* Ser. **3**, vol. LVIII, p. 3, 1939.

RAPPORT du comité de Viticulture de l'Arrondissement de Cognac (22 mai 1938).

ROBBINS (W.J.) et WHITE (V.B.). — Limited growth and abnormalities in excised corn root tips. *Bot. Gaz.*, **98**, 209, 241, 1936.

ROBBINS (W.J.) et JACKSON (J.R.). — Effect of 3-indole acetic acid on cell walls of stem and root. *Amer. J. Bot.*, **24**, 83-87, 1927.

ROBBINS (W.J.), WHITE (V.B.), MC CLARY (J.E.) et BARTLEY (M.). — The Importance of ash elements in the cultivation of excised root tips : *Proc. Nat. Acad. of. Sci.*, **22**, n° 11, 636-639. 1936.

ROBBINS (W.J.) et BARTLEY (M.A.). — Vitamin B_1 and the growth of excised tomato roots. *Science*, **85**, n° 2201, 246-247, 1937.

ROBBINS (W.J.) et WHITE (V.B.). — Effet of extracts from the corn plant on growth of excised root tips. *Bot. Gar.*, **98**, n° 3, 520-534, 1937.

ROBBINS (W.J.) et SCHMIDT (M.B.). — Growth of excised roots of the tomato. *Botan. Gaz.*, **99**, n° 4, 1938.

ROBBINS (W.J). — Thiamin and growth of species of *Phytophthora Bull. of the Torrey Bot. Club.*, **65**, p. 267-276, 1938.

ROBBINS (W.J.) et KAVANAGU (F.). — Thiamin and growth of *Phythium Butleri. Science*, **87**, n° 2263, p. 429, 1938.

ROBBINS (W.J.). — Relation of light to the growth and movement of plants. *Journ. Academy of Science*, **43**, p. 59-77, 1936.

ROBINSON (T.W.) et WOODSIDE (G.L.). — Auxin in the chick embryo. *J. Cell. Comp. Physiol.* **9**, 241-260, 1937.

ROUSSEL. — Historique de la première réalisation de la folliculine cristalline en France. *Bull. Acad. Med.* **99**, 100-105, 1935.

SACHS (J.). — Stoff und Form der Pflanzenorgane. *Arb. Bot. Inst. Würzburg*, **2**, 452-488 et 689-718.

SCHOELLER (W.) et GOEBEL (H.). — *Biochem. Ztschr.* 1931, **240**, 1 ; 1932, **251**, 223 ; 1934, **272**, 215.

SCHNEIDER (C.L.). — The interdependance of auxin and sugar for growth. *Amer. J. Bot.*, **25**, n° 4, 258-270, 1938.

SCHOPFER (W.H.). — Vitamine und Wachstums faktoren bei den pflanzen. Der Gehalt an Wachstumsfaktoren des sporen von « phycomyces ». *Ber. d. d. bot. Ges.*, **3**, p. 466-468, 1935.

SCHOPFER (W.H.). — L'action des produits de désintégration de l'aneurine sur « Phycomyces ». Le second facteur de croissance des Mucorinées. *C. R. Acad. des Sc.* : **204**, p. 1358, 1937.

— L'action des constituants de l'aneurine sur les levures « *Rhodotorula rubra* » et « *flava* ». *C.R. Acad. Sc.*, **205**, p. 445, 1937.

— Facteurs de croissance et vitamines chez les champignons. *Mitt. Naturf. Ges. Bern.*, p. 35-37, 1935.

SCHOPFER (W.H.) et MOSER (W.). — Recherches sur la concentration et la séparation des facteurs de croissance de microorganisme contenus dans le germe du blé. *Protoplasma* : **26**. n° 4.

SCHOPFER (W.H.) et JUNG (A.). — Le facteur M de Mucorinée est-il analogue à l'hormone de division cellulaire des méristèmes (ou à l'hormone réglant la production de matière de ces cellules). *Protoplasma*, t. **27**, n° 1, 1936.

— Facteurs de croissance et hormone chez les plantes : *Actes soc. helvétique Sc. Nat.*, p. 326-327, 1936.

— Vitamines et facteurs de croissance chez les plantes. Recherches sur l'action de divers extraits végétaux sur le développement de *Phycomyces*. *Archiv. fur mikrobiol.*, **7**, 157-176, 1936.

SHIPPY (W.B.). — Influence of environment on the callusing of apple cuttings and grafts. *Cont. Boyce, Thompson Inst.*, **2**, n° 6, p. 351-388, 1930.

SHIRLEY (J.L.). — Light requirements and silvicultural practice. *Journ. of Forestry* : **27**, n° 5, p. 535-538, 1929.

SIMONET (M.), CHOPINET (R.) et SOUILLIJAERT (G.). — Sur l'obtention d'un *Linum usitatissimum* L. tetraploïde après application de colchicine. *C.R. Acad. Sc.*, **207**, p. 85-87, 1938.

SKOOG (F.), BROYER (T.C.) et GROSSENBACHER (K.A.). — Effects of auxin on rates, periodicity and osmotic relations in exsudation. *Amer. J. Bot.*, **25**, n° 10, 1938.

SÖDING (H.). — Über den Wuchsstoff in der Basis der Hafer Koleoptile. *Ber. d. d. bot. Ges.* : **3**. p. 843-846, 1935.

— Die Ausführung des Wentschen Auxintestes am Tageslicht. *Ber. d. d. bot. Ges.*, **3**, p. 331-334, 1935.

SOLACOLU (Th.) et CONSTANTINESCO (D.). — Tumeurs. *C.R. Ac. Soc.* **293**, 437, 1936.

— Modifications subies par des plantules ayant séjourné un temps relativement court dans des solutions d'acide indolylacétique. *C. R. Acad. des Sc.*, **207**, p. 1002, 1937.

— Tumeurs à caractères néoplasiques formées sur les plantes par l'action de l'acide β-indolylacétique. *C. R. Acad. des Sc.* **204**, p. 290, 1937.

— Etude anatomique et cytologique des modifications provoquées par les substances organo-formatives sur les tiges décapitées de *Vicia faba* L. *C. R. Acad. Sc.*, **206**, n° 26, 1938.

— Etude anatomique et cytologique des modifications provoquées par le mélange obtenu d'une substance organoformative et de la colchicine. *C. R. Acad. Sc.*, **207**, 246-249, 1938.

Skarzynsky. — Recherches sur les corps oestrogènes d'origine végétale. *Bull. Acad. pol.*, 1933, **5**, 347-352. *Nature*, **131**, 766, 1933.

Stempell (W.), Romberg (V.) et Ulpts (R.). — Über erfolgreiche Behandlung von Pflanzentumoren mit organismenstrahlung aussendenden Müc Kenlarven. *Biolog. Zentralb.* **56**, p. 114-116, 1936.

Stern et Hofer. — Synthesis of cocarboxylase from vitamin B_1. *Science*, **85**, 483-484, 1937.

Sweeney (B.M.) et Thimann (K.V.). — The effect of auxins on protoplasmic streaming. *Journ. of General Physiology*. **21**, n° 4, p. 439-461, 1938.

Tchailachjan. — On the hormonal theory of plant development. *C.R. Ac. Sc. U.R.S.S.* **3**. f. 9, p. 443-447, 1936.

Tiffeneau et Daudel. — Transposition phénylique. Migration du groupe naphtyle chez les iodhydrines de la série du naphtalène. *C. R. Acad. Sciences*, **147**, 678-680, 1908.

Tukey (H.B.). — Growth patterns of plants developed from immature Embryos in artificial culture. *Bot. Gaz* : **99**, n° 3, 1938.

Thornton (N.C.). — Carbon dioxide storage V. Breaking the dormancy of potato tubers. *Cont. Boyce Thompson, Inst.* **5**, n° 4, p. 471-481, 1933.

— Carbon dioxide storage XI. The effect of carbon dioxide on the Ascorbic Acid (Vitamin C) Countent of some fruits and vegetables. *Amer. Soc. for Horticultural Science*, 1938.

Thimann (K.V.) et Schneider (C.L.). — The role of salts hydrogen-ion concentration and agar in the response of the avena coleoptile to auxins. *Amer. J. of Botany* **25**, n° 4, 270-280, 1938.

THIMANN (K.V.). - Auxins and the growth of roots. *Amer. J. Bot.* **23**, 561-569, 1936.

— On the physiology of the formation of nodules on legume roots. *Proc. Mat. Acad. Science*, **22**, 511-514. 1936.

THIMANN (K.V.). — *Proc. Kon. Akad. Wetensch.* : **38**, 896-912, 1935.

THIMANN et WENT. — *Proc. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam*, **37**. 445-459. 1934.

TURNER et LEWIS (M.). — Anatomy of aerial roots of *vitis rotundifolia*. *Bot. Gaz.* **47**, 367-371, 1934.

VEGIS. — *Latv. Biol. Bied. Baksti*, **7**, p. 87, 1937.

VERDOLIN. — Contribution à l'étude et au dosage des hormones oestrogènes. *T. med. Marseille*, 1935.

VINALS. — Influence de la folliculine sur le plumage du Pigeon. *C.R. Biol.* **109**, 1332, 1932.

VIRTANEN (A.J.), HANSEN (J.V.) et GAASTAMOINEN. — *Biochem. Ztsch.* **272**, 32, 1934.

WALKER et JAMEY. — Œstrogenic substances, II. An analysis of plants sources. *Endocr.* **14**, 389-392, 1930.

WENT (F.W.). — Allgemeine Betrachtungen über das Auxin-Problem *Biol. Zentralbl.* **56**, p. 449-463, 1936.

— Auxin, the plant growth hormone. *Bot. Rev.* **1**, 162-182, 1935.

— Remarks about two auxin problems. *Chronica Botanica.* **4**, n° 6, 1933.

— Specific factors other than auxin affecting growth and root formation. *Plant Physiology*, 13, 55-80, 1938.

WENT (F.W.), BONNER (J.) et WARNER (G.C.). — Aneurin and the rooting of cuttings. *Science* : **87**, n° 2251, 1938.

WILDIERS. — *La cellule*, **18**, 311, 1901.

WILLIAMS et ROEHM. — The effect of antineuritic vitamin preparations on the growth of yeasts. *Journ. Biol. Chem.* **87**, 581, 1930.

WILLIAMS et SAUNDERS. — The effects of inositol, crystalline vitamine B_1 and pantothenic acid on the growth of different strains of yeast. *Biochem. Journ.* **28** (3).

WILLGEROTT. — Über die Einwirkung von gelbem schwefelammonium auf Ketone und Chinone. *Ber. Deutsch. Chem. Ges*, **29**, 2467, 1887.

ZIMMERMAN, CROCKER (W.) et HITCHCOCK. — Initiation and stimulation of roots from exposure of plants to carbon monoxide gas. *Cont. Boyce Thompson Int.* : **5**, n° 1. 1933.

ZIMMERMAN, CROCKER (W.) et HITCHCOCK. — The effect of carbon monoxide on plants. *Cont. Boyce Thompson Inst.*, **5**. n° 2, 1933.

ZIMMERMANN et HITCHCOCK. — Initiation and stimulation of adventitious roots caused by unsaturated hydrocarbon gases. *Cont. Boyce Thompson Inst.* : **5**, n° 3, 351, 1933.

— The response of roots to « root forming » substances. *Cont. Boyce Thompson Inst.* : **7**, n° 4, p. 439-446, 1935.

ZIMMERMAN (P.W.). — Oxygen requirements of root growth of cuttings in water. *Amer J. of Botany*, L. **47**, 842-861, 1930.

ZIMMERMAN et WILCOXON. — Several chemical growth substances which cause initiation of roots and other responses in plants. *Cont. Boyce Thompson Inst* : **7**, n° 3, p. 209-229, 1935.

ZIMMERMAN et CROCKER. — The effet of ethylene and illuminating gas on roses. *Cont. Boyce Thompson Inst.* : **3**, p. 459-481, 1931.

ZIMMERMAN (P.W.) et HITCHCOCK. — Effects of light and dark on responses of plants to growth substances. *Cont. Boyce Thompson Inst.* **8**, n° 3, p. 27-31, 1936.

— The combined effects of light and gravity on the response of plants to growth substances.

— Comparative effectiveness of acide, esters and salts as growth substances and methods of evaluating them. *Cont. Boyce Thompson Inst.* : **8**, n° 5, p. 337, 1937.

ZIMMERMAN, HITCHCOCK et WILCOXON. — Several esters as plant hormones. *Cont. Boyce Thompson Inst.* **8**, n° 1, p. 105-112, 1936.

ZIMMERMAN (P.W.) et HITCHCOCK (A.E.). — The effect of subjecting plants to light and dark prior to treatment with growth substances. *Amer. J. Botany*, **22**. 910. 1935.

— Modified storage organs in *Helianthus tuberosus*. *Cont. Boyce Thompson Inst.* **10**, n° 1, p. 1-4, 1938.

— Response of gladiolus corn to growth substances. *Cont. boyce Thompson Inst.* **10**, n° 1, p. 5-14, 1938.

ADDENDA

Cotte, Manceau et Meyer : *La Gynécologie :* 34e année, p. 612, 1935.

Engler : *Gartenflora* : **H. 6** p. 1294, 1889.

Pacottet : *Traité de viticulture.* Baillère et fils. Paris.

Wildeman (de) ; *Bull. Acad. R. Belg. :* **21** p. 38, 1935.

N. B. - La littérature concernant les hormones végétales étant trés étendue, prière de se reporter au traité de F. W. Went et K. V. Thimann : *Phytohormones*, The Macmillan Company. New-York, 1937, pour des compléments de références bibliographiques sur les travaux antérieurs à 1937, notamment pour les auteurs suivants, cités dans le texte :

Amlong — Boysen. Jensen — Darwin — Dolk — Duhamel du Monceau — Fiedler — Gœbel — Gradmann — Haan (de) — Koning — Leeman — Mai — Muller — Navez — Paal — Pohl — Priestly — Robinson — Seubert — Skoog — Snow — Thimann — Went.

EXPLICATIONS DES PLANCHES

PLANCHE XIII

Cellules hypertrophiées de la tigelle de *Pisum sativum* ayant subi l'action d'une hétéro-auxine (acide α-naphtyl acétique). Coupe transversale, 3 μ ; N, noyau ; *n*, nucléoles ; *m*, mitochondries ; *in*, inclusions ; *V*, vacuoles.

PLANCHE XIV

Coupe longitudinale d'une extrémité de racine de vigne néoformée. (Saint-Emilion), épaisseur : 3μ — *n*, noyau ; *m*, mitochondries ; *pv*, précipités vacuolaires ; *e*, endoderme ; *p*, péricycle.

PLANCHE XV

Figures de mitoses dans une racine de vigne néoformée (Saint-Emilion). Coupe longitudinale, épaisseur : 3μ.

PLANCHE XVI

Mitoses dans une racine de Jacinthe : *A*, racine néoformée ; *B*, racine-témoin. Coupes transversales, épaisseur : 5μ.

PLANCHE XVII

En haut : Tigelles de *Pisum sativum* développées à l'obscurité ; *à gauche* : témoin ; *à droite* : élargissement cellulaire obtenu par une hétéro-auxine (acide β-indol acétique).

En bas : Tigelles de *Pisum sativum* développées à l'obscurité ; tubérisations obtenues par suite de multiplications cellulaires stimulées par des hétéro-auxines, *à gauche* : témoin ; au centre : acide β indolacétique ; *à droite* : acide β-indol propionique. Par suite de la forte dose d'acide β-indol propionique (20 mgr. par gramme de lanoline) l'état de tumeur subsistera et il n'y aura aucune évolution ultérieure.

PLANCHE XVIII

En haut : Changement de polarité obtenu sans le concours d'une hétéro-auxine (*Pisum sativum*).

t.p. tige primitive ; *r.n.* : racines néoformées sur la tige primitive ; *b.r.d.* : bourgeon de remplacement développé ; *b.r.* bourgeon de remplacement à l'état d'attente.

En bas : changement de polarité obtenu avec l'acide β-indol butyrique (*Pisum sativum*). *t.p.* tige primitive ; *r.n.* : racines néoformées sur la tige primitive ; *b.a.* : bourgeon axillaire ; *b.r.* : bourgeon de remplacement développé.

PLANCHE XIX

Néoformations de racines dans la vigne (*en haut*) et dans le Tabac (*en bas*).

PLANCHE XX

Développement d'un sarment de vigne (Saint-Emilion) traité par l'acide α-naphtyl acétique : *à gauche* : témoin (ne montre au bout de deux mois aucun développement) ; *à droite* : sarment deux mois après le traitement.

PLANCHE XXI

En haut : Néoformation de racines à l'extrémité d'une tigelle de *Pisum sativum* sous l'action de l'acide β-indol acétique (1 %).
En bas : Néoformation de bourgeons à l'extrémité d'une tigelle de *Pisum sativum* sous l'action de l'acide β-indol acétique (0,2 %).

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS 9

INTRODUCTION 11

Matériel et techniques 12

I. Action de quelques hormones animales sur les premiers stades du développement de certains végétaux.

Introduction 15

1° *Hormones Œstrogènes* :

Historique 15

RECHERCHES PERSONNELLES :

a) Représentation graphique de l'inhibition de la croissance de l'hypocotyle de *Lepidium sativum* sous l'influence de la dihydrofolliculine 18

b) Comparaison des distributions observées des lots témoins et des lots traités par la dihydrofolliculine. (Etude d'une distribution normale : histogramme. — Application de la méthode de X^2 à la comparaison entre une distribution observée et une distribution normale 23

2° *Thyroxine.*

Historique 27

RECHERCHES PERSONNELLES :

Représentation graphique de l'action stimulatrice de la thyroxine dans l'allongement de la racine principale de *Lepidium sativum.* Application de la méthode de X^2. Pourcentage de probabilité pour que la distribution observée chez les lots traités s'ajuste à une distribution normale 27

II. Auxines et hétéro-auxines.

Historique 31

Etude du coléoptile d'avoine 45

RECHERCHES PERSONNELLES :

I. Allongement et élargissement cellulaires. Circulation polarisée de l'hétéro-auxine.

a) Allongement cellulaire.

Coléoptile d'avoine 18

Hypocotyle de *Cucumis Melo* 50

b) Elargissement cellulaire.

Hypocotyle : *Cucumis Melo, Cucurbita Pepo* 50

Tigelle : *Pisum sativum* 54

c) Tubérisation obtenue sans apport expérimental d'hétéro-auxine ... 56

II. Multiplication cellulaire.

A. Etude d'un amas cellulaire néoformé :
Inclusions cytoplasmiques — système vacuolaire..... 58

B. Néoformation de racines..... 60

C. Application de la néoformation de racines.

1° *Changement de polarité.*

a) Changement de polarité sans intervention expérimentale d'hétéro-auxine..... 62

b) Changement de polarité obtenu avec le concours d'une hétéro-auxine..... 65

2° *Bouturage.*

a) Vigne : hybride franco-américain :
1° Chasselas × Berlandieri 41 B..... 68
2° Cépage : Saint-Emilion..... 69

b) Tabac : hybride *Nicotiana Glauca* × *Langsdorfii*..... 71

3° *Augmentation du nombre de racines* :

a) Augmentation du nombre de racines adventives (Pois)..... 73

b) Néoformation de racines sur racines normalement non ramifiées (Jacinthe)..... 73

D. Néoformation de bourgeons..... 78

Discussion et interprétation des résultats..... 82

Conclusions générales..... 86

Bibliographie..... 89

Planches photographiques..... 112

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

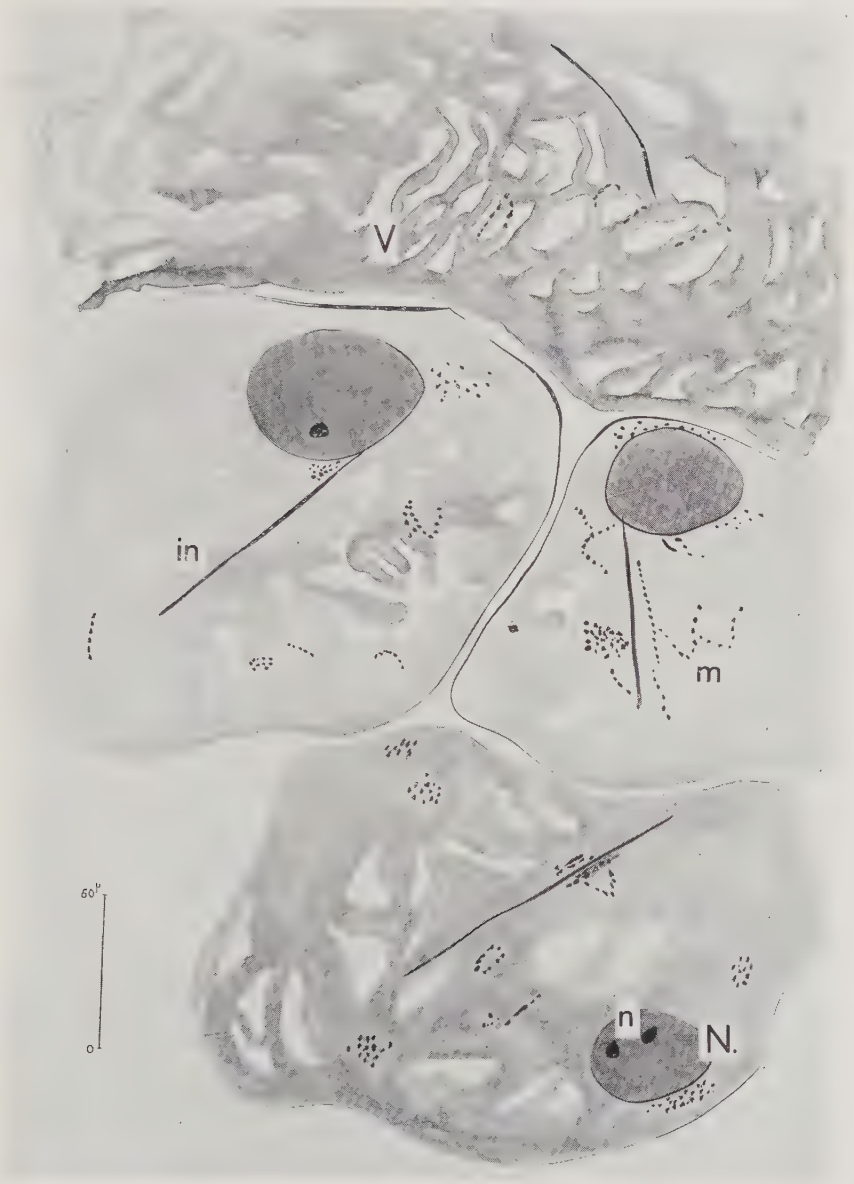
Structure du noyau au repos

Vu, bon à imprimer
Bordeaux, le 19 octobre 1939
Le Rapporteur,
L. GENEVOIS

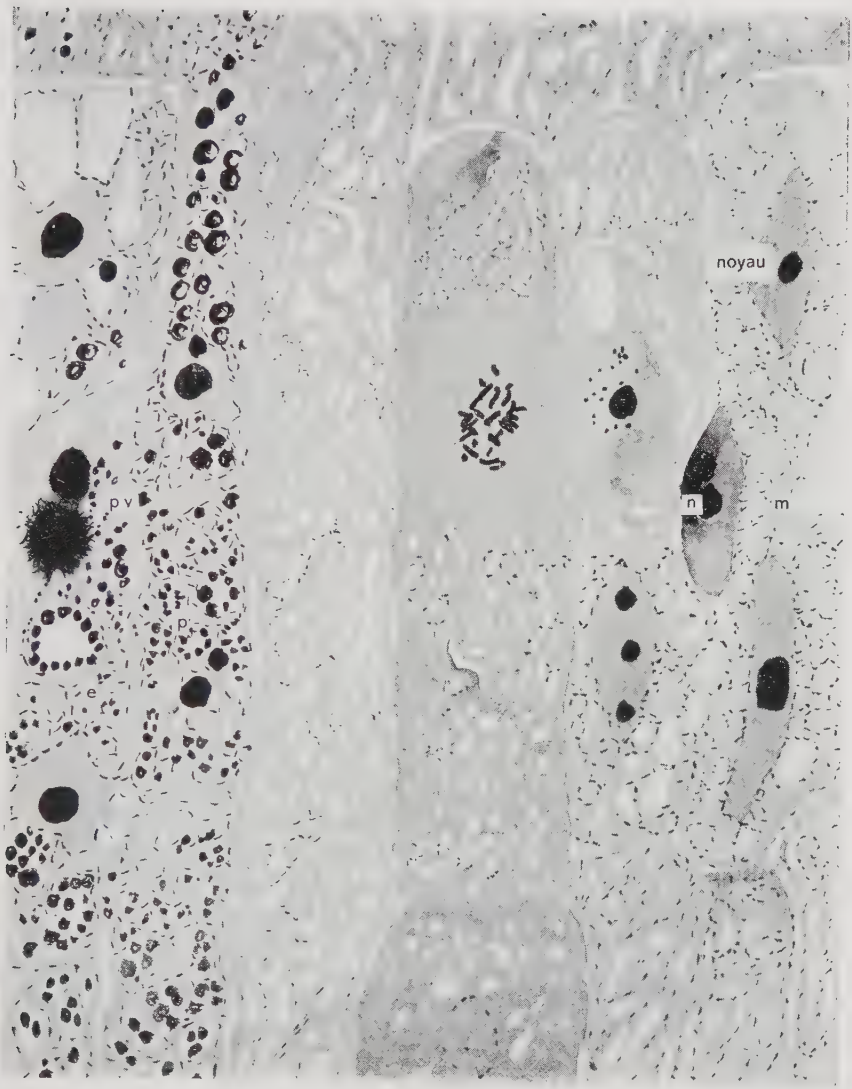
Vu et approuvé :
Bordeaux, le 20 octobre 1939.
Le Doyen de la Faculté des Sciences.
MERCIER

Vu et permis d'imprimer :
Bordeaux, le 20 octobre 1939
Le Recteur de l'Académie de Bordeaux.
G. BOUSSAGOL

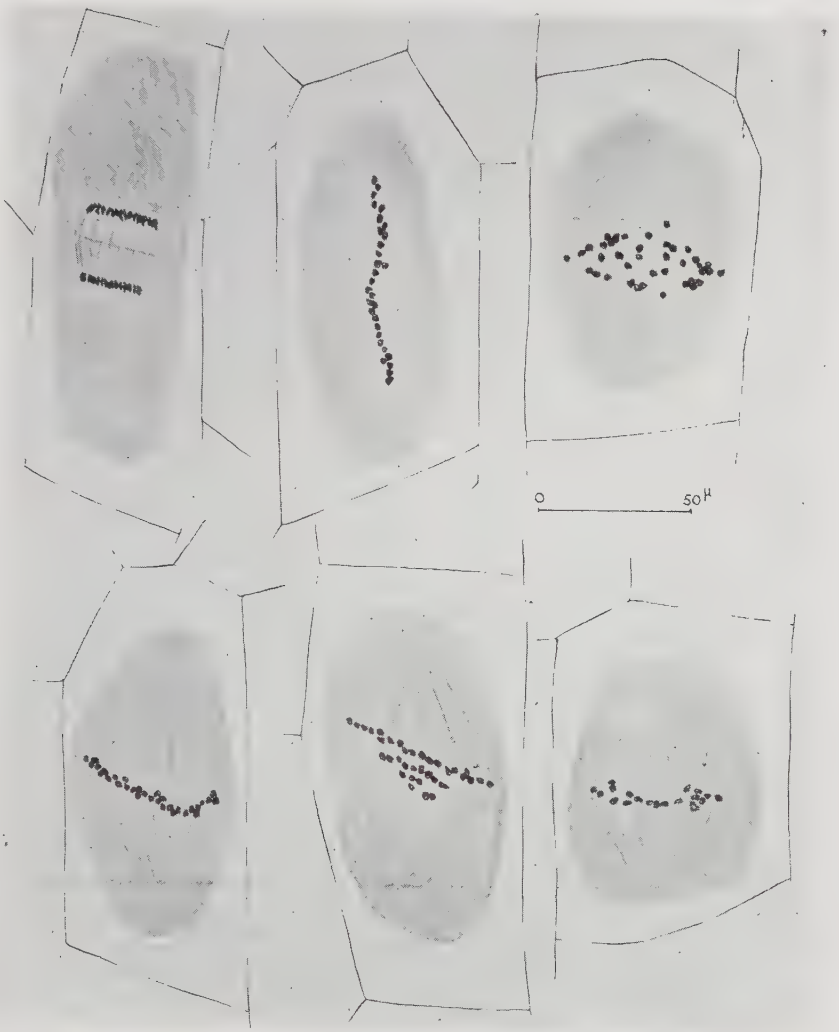
NEMOURS. — IMPRIMERIE ANDRÉ LESOT.



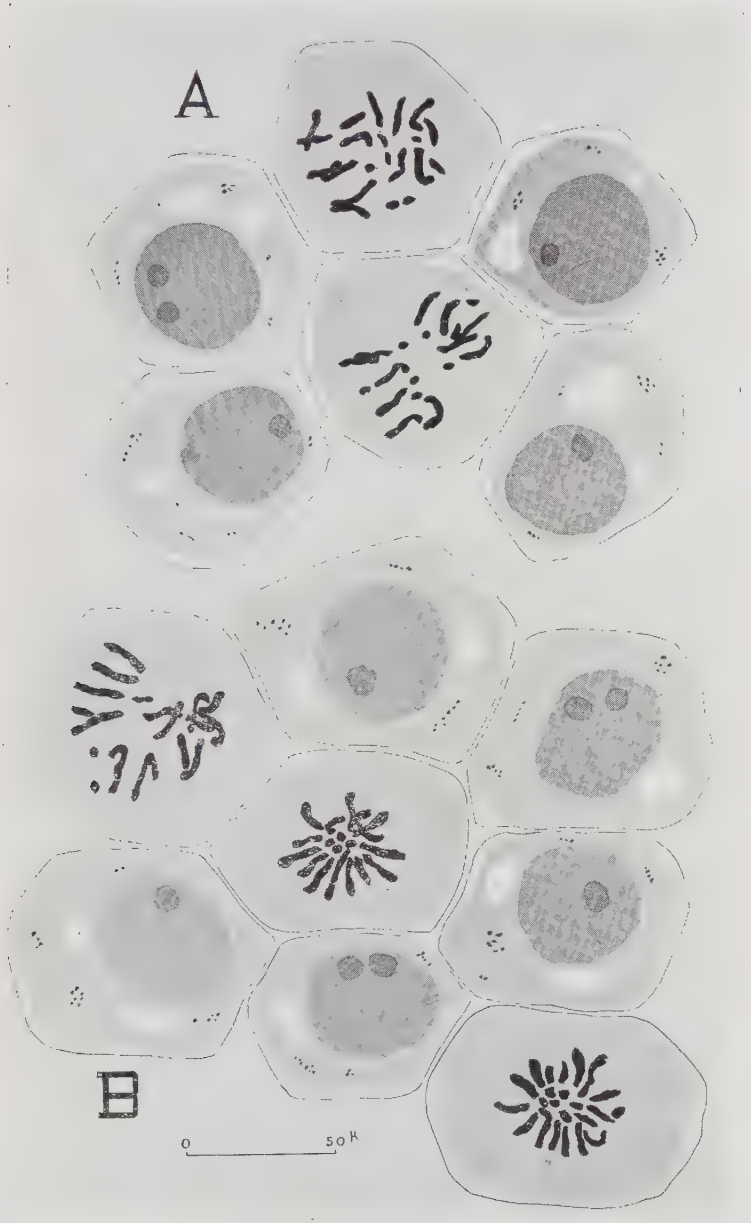
Cellules hypertrophiées de la tigelle de *Pisum sativum*



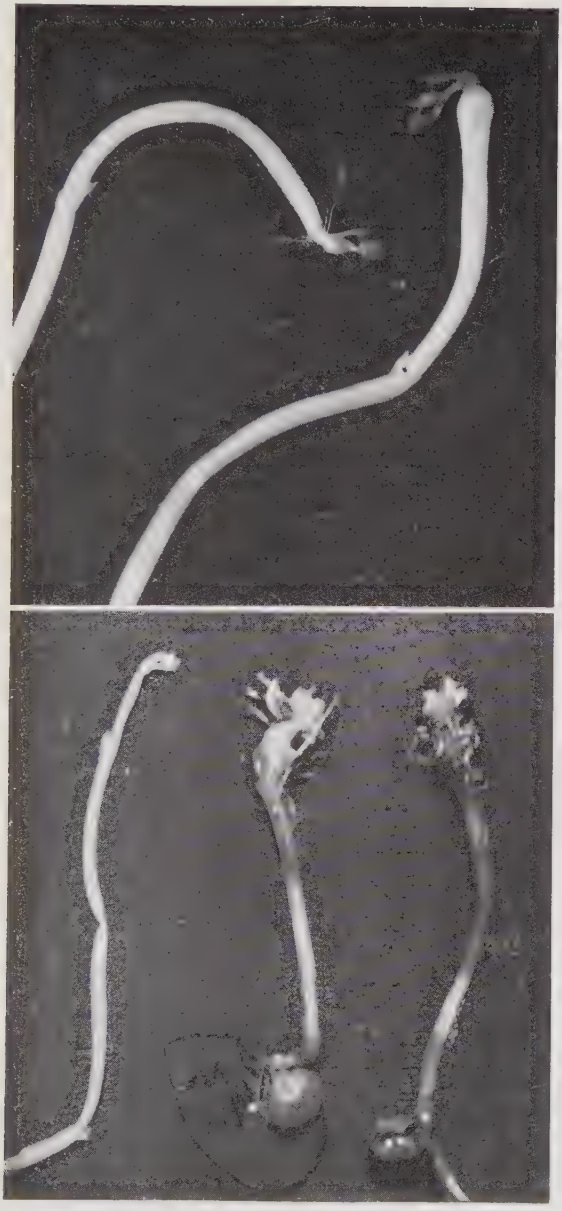
Coupe longitudinale à l'extrémité d'une racine de vigne néoformée



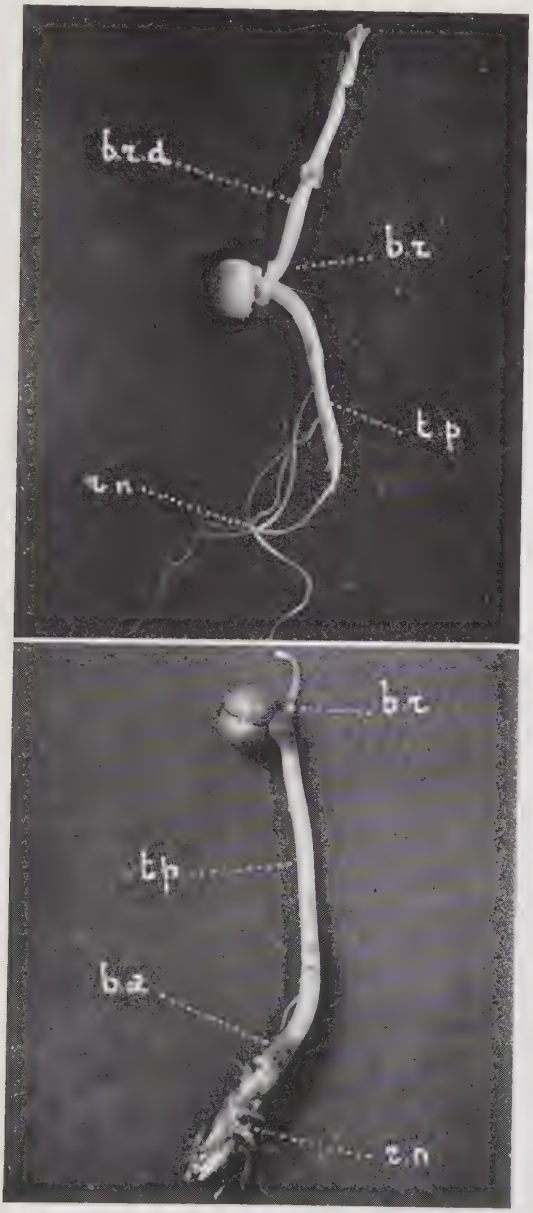
Figures de mitoses dans une racine de vigne néoformée.



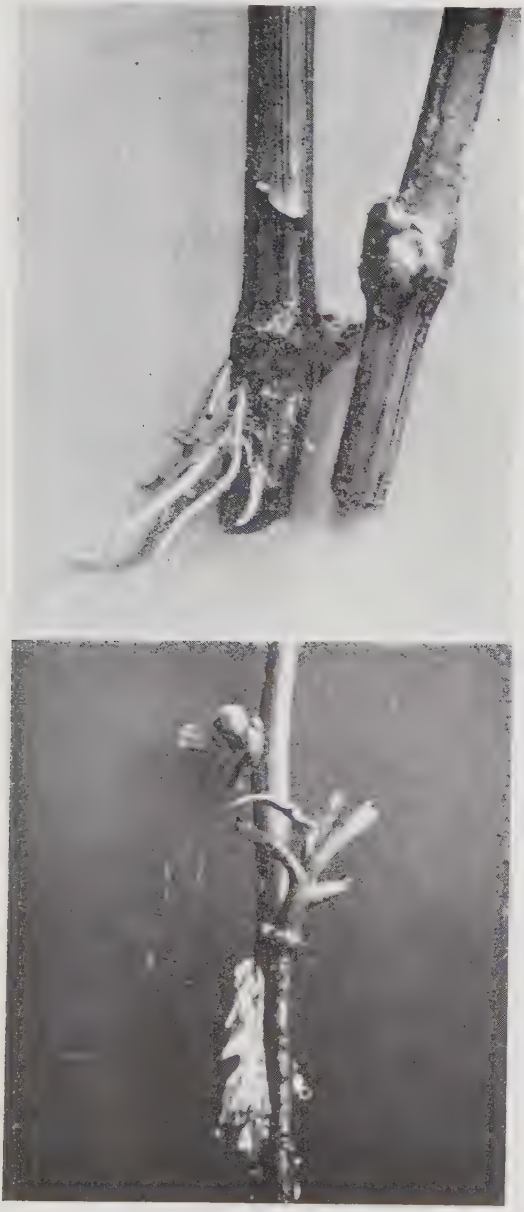
Figures de mitoses dans des racines de Jacinthe.



Diverses actions d'hétéro-auxines appliquées à l'extrémité de la tigelle de *Pisum sativum*

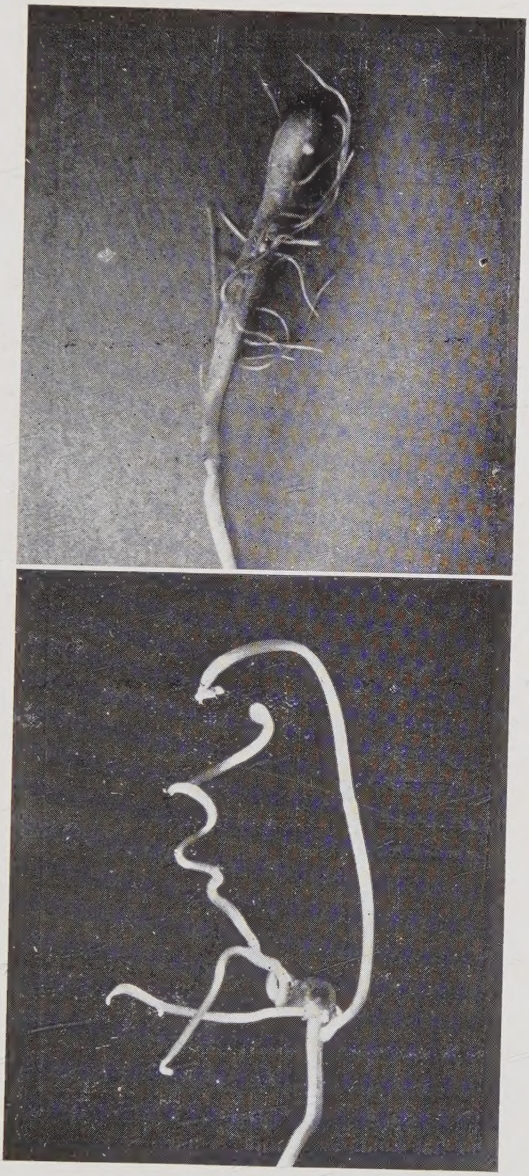


Changements de polarité obtenus sur *Pisum sativum*.



Néoformations de racines dans la vigne et dans le tabac.

Développement d'un sarment de vigne.



Néoformations de racines et de bourgeons obtenues sur *Pisum sativum*

IMPRIMERIE
ANDRÉ LESOT
3, Rue des Pliants, 3
NEMOURS (S.-&-M.)